

**ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

**ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ
И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК**

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

**BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES**

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

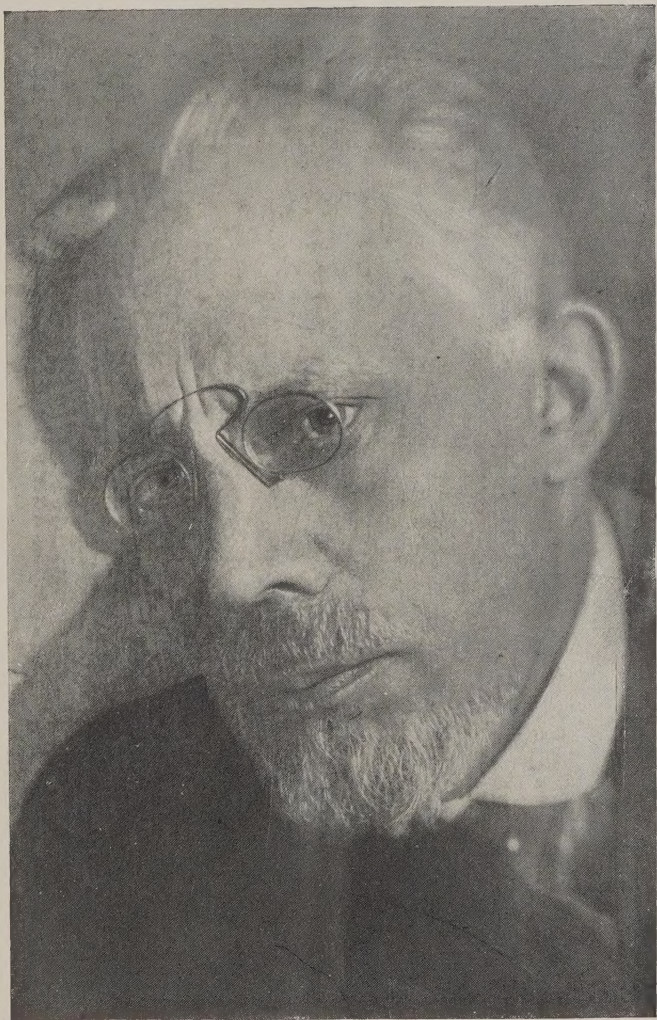
Москва ★ 1936

Напечатано по распоряжению Академии Наук СССР
Непременный секретарь акад. Н. Горбунов

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
акад. А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум Биологической группы ОМЭН
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер,
акад. Г. А. Надсон

Ответств. секретарь Е. Д. Рамонов
Редактор серии И. Трабский



Академик А. Н. Северцов

ПАМЯТИ
АКАДЕМИКА А. Н. СЕВЕРЦОВА

19 декабря 1936 г. в 10 час. вечера скончался акад. А. Н. Северцов. Настоящий выпуск Известий Академии Наук СССР, составленный из статей его учеников, освещающих работу в Институте эволюционной морфологии его имени в Академии Наук СССР (по материалам работ апрельской сессии Биогруппы), редакция решила посвятить А. Н. Северцову в ознаменование 70-летия со дня его рождения, но к великому нашему горю перед самым выпуском в свет этого номера Алексея Николаевича не стало. В лице акад. А. Н. Северцова советская и мировая наука потеряла одного из самых крупных ученых современности по вопросам эволюционной теории.

В настоящей статье дается краткий очерк его научной и педагогической деятельности.

А. Н. Северцов — сын знаменитого путешественника-зоолога, исследователя Средней Азии Н. А. Северцова, одного из первых последователей Дарвина в России. Алексей Николаевич родился 24 сентября 1866 г. По окончании гимназии в Москве в 1886 г. он поступил в Московский университет, где работал в лаборатории акад. М. А. Мензбира. С кровью отца он воспринял любовь и интерес к творческой исследовательской работе по эволюционному учению, которыми он горел до последних дней своей жизни, несмотря на преклонные годы и длительную болезнь. Талантливый и неутомимый исследователь, он возглавил в России изучение сравнительной анатомии позвоночных животных и создал громадную школу учеников. После заграничной командировки он в 1895 г. защитил магистерскую диссертацию, а в 1898 г. докторскую, после чего получил кафедру зоологии и сравнительной анатомии сначала в Юрьевском (1898—1904 гг.), потом Киевском (1904—1911 гг.) и, наконец, Московском университете. В 1920 г. он избран действительным членом Академии Наук СССР и в 1925 г. — Всеукраинской Академии Наук. А. Н. Северцов — автор более 80 науч-

ных трудов объемом более 250 печатных листов, большинство работ — крупные исследовательские монографии.

Начало научной деятельности связано с расцветом так называемого филогенетического направления в морфологии, когда морфологическое исследование стало одним из основных доказательств эволюции. Филогенетические работы, начиная с его магистерской диссертации (1895 г.), выдвинули А. Н. Северцова как центральную фигуру в кругу морфологов всего мира. Его работы стали руководящими не только для русских, но и для европейских и американских морфологов. Имя А. Н. Северцова цитируется во всех сводках и учебниках сравнительной анатомии на всех языках.

Филогенетические работы могут быть разделены на следующие отделы:

1. Цикл работ по метамерии головы (8 работ объемом 503 стр.). В этих работах дается чрезвычайно полный анализ методов морфологического исследования и проводится идея комплексного изучения формы и функции.

2. Цикл работ по филогенезу конечностей наземных позвоночных (3 работы объемом 510 стр.), где он создал новую, ныне общепринятую теорию происхождения пятипалой конечности из ластообразного плавника рыбообразного предка с семью лучами.

3. Цикл работ по эволюции низших позвоночных (8 работ объемом 866 стр.), где автором путем сравнительно-анатомического и эмбриологического изучения восстановлено строение вымерших предков позвоночных животных и намечены пути прогрессивной и регрессивной эволюции.

4. Серия работ по филогенезу костных рыб и хрящевых ганоидов (16 работ объемом 678 стр.). В этих работах путем морфологического изучения кожного скелета, хрящевого и костного черепа, парных плавников разобраны пути эволюции рыб.

Эти работы послужили акад. А. Н. Северцову базисом для создания нового направления эволюционной морфологии, ставящего основную задачу разработку морфологических закономерностей эволюции.

Второй этап научной деятельности характеризует акад. А. Н. Северцова как теоретика эволюционного учения, продолжателя дела Ч. Дарвина.

В своих теоретических работах А. Н. Северцов занимает позицию яркого борца за материалистическое мировоззрение. Сторонник эктогенеза и дарвинизма, он на конкретном фактическом материале показал несостоятельность идеалистических установок западно-европейских эволюционистов и установил ряд новых закономерностей эволюции. Теоретические работы А. Н. Северцова вывели морфологию из методологического тупика, в котором она очутилась в Европе, и открыли ряд новых путей и направлений изучения эволюционного процесса.

Им заново переработан вопрос о значении эмбриологии в эволюционном учении, разобран основной биогенетический закон Э. Геккеля и создана взамен него теория филоэмбриогенезов, объясняющая, какими способами в эволюции появляются при видообразовании новые признаки. Теория филоэмбриогенезов открывает широкие возможности дальнейшей работы эмбриологов, как в теории — при изучении прогрессивной и регрессивной эволюции, так и в практике разведения культивируемых человеком животных.

Громадное значение имеют работы А. Н. Северцова по теории биологического прогресса и регресса, где им установлены пути и направления эволюционного процесса в прошлом и настоящем и создана морфобиологическая теория эволюции. Наконец, большое значение имеют теоретические выводы по вопросу о взаимоотношении формы и функции, устанавливающие различные типы взаимной связи между строением организма и его жизненными отправлениями. Эта область исследования дает совершенно новую постановку исследований эволюциониста, как морфолога, так и физиолога.

В настоящее время нет еще возможности дать оценку значения работ акад. А. Н. Северцова; это может сделать только будущее, так как в них имеется неисчерпаемый запас новых идей, значение которых еще не разобрано. Его основные теоретические сводки — «Этюды по теории эволюции» (1912—1922), «Морфологические закономерности эволюции» (1931) — являются настольными книгами каждого биолога-эволюциониста.

Остановимся теперь в нескольких словах на значении акад. А. Н. Северцова, как учителя. Более чем за 30 лет своей профессорской деятельности он создал вокруг себя громадную школу учеников, разрабатывавших совместно с ним в СССР новое направление эволюционной морфологии. Сюда относятся акад. И. И. Шмальгаузен, профессора М. М. Воскобойников, Д. Е. Белинг, М. Макушек, Б. А. Домбровский, Б. С. Матвеев, В. В. Васнецов, С. А. Северцов, А. А. Машковцев, С. Г. Крыжановский, С. Н. Боголюбский и целый ряд научных сотрудников, работающих как в Институте эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова в Академии Наук СССР, так и в лабораториях разных университетов СССР и научно-исследовательских институтов. Все ученики питали к своему учителю чувство самой сердечной любви и глубочайшего преклонения.

Действительно, личность А. Н. Северцова, как человека, поражает своею целостностью, яркостью и монолитностью. Крупная, несколько сгорбленная фигура огромной физической силы, суровый взгляд темных глаз, в которых таилась большая отзывчивость и чуткость по отношению к человеку, всегда с книгою в руках, не знавший ни выходных дней, ни отпусков, — таков был Алексей Николаевич, для которого научная работа составляла главное содержание жизни.

Вместе с тем А. Н. был человеком очень разносторонних интересов. Он обладал большою эрудицией в самых различных областях знания и являлся интереснейшим собеседником по общим вопросам естествознания, а также искусства, философии и литературы.

За время своей 45-летней научной деятельности акад. А. Н. Северцов очень активно проявил себя как общественный деятель. Всем биологам он хорошо известен как талантливый лектор. Кафедры в университетах и научных обществах, а также и публичные лекции являлись трибуной, с которой он очень ярко проповедывал свои идеи и достижения. Далее, им был создан первый в России Русский зоологический журнал, в настоящее время являющийся центральным журналом по зоологии в СССР.

А. Н. Северцов являлся организатором и председателем ряда Всесоюзных съездов зоологов. Необходимо упомянуть также о его деятельности в научных обществах — Московском обществе испытателей природы, Обществе любителей естествознания (где он был президентом), Ленинградском и Киевском обществе естествоиспытателей и ряде заграничных обществ. Он был основателем Научно-исследовательского института зоологии в Московском университете и, наконец, Института эволюционной морфологии в Академии Наук, ныне постановлением ЦИК получившего наименование Института имени акад. А. Н. Северцова.

Своей неутомимой работой А. Н. Северцов подорвал свое здоровье и, будучи очень сильным человеком, он сошел в могилу раньше, чем это можно было ожидать. Железный организм его очень долго, почти два года, боролся с болезнью, развившейся на почве переутомления. Артериосклероз, постепенно прогрессируя, пресек его жизнь. А. Н. Северцов оставил после себя богатейшее наследие своих теорий и эволюционных обобщений. Лучшим памятником ему будет продолжение его работ и развитие его идей во всех отраслях биологии.

**ZUM GEDÄCHTNIS DES
AKADEMIKERS A. N. SEWERTZOFF**

Am 19. Dezember 1936, 10 Uhr abends verschied der Akademiker A. N. Sewertzoff. Den vorliegenden Band der Berichte der Akademie der Wissenschaften, der aus Aufsätzen seiner Schüler zusammengestellt ist, die Arbeit in dem nach ihm benannten Institut für Evolutionsmorphologie an der Akademie der Wissenschaften der UdSSR beleuchten (nach dem Arbeitsmaterial der Aprilsession der Bio-Gruppe), beabsichtigte die Redaktion A. N. Sewertzoff zu seinem 70. Geburtstag zu widmen. Aber zu unserem tiefen Schmerz hat Alexej Nikolajewitsch nicht mehr das Erscheinen dieser Nummer erlebt. In der Person des Akademikers A. N. Sewertzoff verlor die Wissenschaft in der Sowjetunion und in der ganzen Welt einen der hervorragenden Gelehrten der Gegenwart auf dem Gebiete der Evolutionstheorie.

In dem vorliegenden Aufsatz wird ein kurzer Abriss seiner wissenschaftlichen und pädagogischen Tätigkeit gegeben.

A. N. Sewertzoff — der Sohn des berühmten Reisenden und Zoologen, des Erforschers Zentralasiens N. A. Sewertzoff, eines der ersten Anhänger Darwins in Russland — wurde im Jahre 1866 geboren. Nach Absolvierung des Gymnasiums in Moskau im Jahre 1886 trat er in die Moskauer Universität ein, wo er im Laboratorium des Akad. M. A. Mensbir arbeitete. Von seinem Vater überkam ihm die Liebe und das Interesse zur schöpferischen Forschungsarbeit auf dem Gebiete der Evolutionslehre, die ihn trotz des hohen Alters und der langanhaltenden Krankheit bis in seine letzten Tage hinein erfüllten. Als begabter und unermüdlicher Forscher, leitete er in Russland die Erforschung der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere und schuf um sich eine bedeutende Schule. Nach einer Auslandskommandierung verteidigte er im Jahre 1895 seine Magister-Dissertation und im Jahre 1898 die Doktor-Dissertation, wonach er das Katheder für Zoologie und vergleichende Anatomie zuerst an der Jurjewer (1898—1904), dann an der Kiewer (1904—1911) und schliesslich an der Moskauer Universität

bekleidete. Im Jahre 1920 wurde er zum Mitglied der Akademie der Wissenschaften der UdSSR und im Jahre 1925 der Allukrainischen Akademie der Wissenschaften erwählt. A. N. Sewertzoff ist der Verfasser von mehr als 80 wissenschaftlichen Arbeiten in einem Umfange von über 250 Druckbogen, zumeist grossen Forschungsmonographien.

Der Anfang seiner wissenschaftlichen Tätigkeit ist verknüpft mit dem Aufblühen der sogenannten phylogenetischen Richtung der Morphologie, als die morphologische Forschung zu einem der wichtigsten Beweismittel der Evolution wurde. Seine phylogenetischen Arbeiten, angefangen von seiner Magisterdissertation (1895), machten A. N. Sewertzoff zu einer zentralen Figur unter den Morphologen der ganzen Welt. Seine Arbeiten wurden führend nicht nur für die russischen, sondern auch für die europäischen und amerikanischen Morphologen. Der Name A. N. Sewertzoffs wird in allen Bibliographien und Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie in allen Sprachen zitiert.

Die phylogenetischen Arbeiten umfassen folgende Gebiete:

1. Ein Zyklus von Arbeiten über die Metamerie des Kopfes (8 Arbeiten im Umfange von 503 Seiten). Diese Arbeiten enthalten eine ausserordentlich vollständige Analyse der Methoden der morphologischen Forschung und die Durchführung der Idee der komplexen Untersuchung von Form und Funktion.

2. Ein Zyklus von Arbeiten über die Phylogenese der Extremitäten der Landwirbeltiere (3 Arbeiten im Umfange von 510 Seiten), wo er die neue, heute allgemein anerkannte Theorie der Abstammung der fünffingrigen Extremität aus der siebenstrahligen Flosse des Ahnen schuf.

3. Ein Zyklus von Arbeiten über die Evolution der niederen Wirbeltiere (8 Arbeiten im Umfange von 866 Seiten), in welchen der Autor auf dem Wege des vergleichend-anatomischen und embryologischen Studiums den Bau der ausgestorbenen Ahnen der Wirbeltiere rekonstruiert und die Wege der progressiven und regressiven Evolution andeutet.

4. Eine Serie von Arbeiten über die Phylogenese der Knochenfischen und Knorpelganoiden (16 Arbeiten im Umfange von 678 Seiten). In diesen Arbeiten werden auf dem Wege des morphologischen Studiums des Hautskeletts, des Knorpel- und Knochenschädels und der paarigen Flossen die Evolutionsbahnen der Fische analysiert.

Diese Arbeiten des Akademikers Sewertzoff dienten ihm als Grundlage zur Feststellung einer neuen Richtung in der Evolutionsmorphologie, die sich als wichtigste Aufgabe die Ausarbeitung der morphologischen Gesetzmässigkeiten der Evolution setzt.

Die zweite Etappe seiner wissenschaftlichen Tätigkeit kennzeichnet den Akademiker A. N. Sewertzoff als Theoretiker der Evolutionslehre und als den Fortsetzer Ch. Darwins.

In seinen theoretischen Arbeiten bezieht A. N. Sewertzoff die Position eines glühenden Vorkämpfers für die materialistische Weltan-

schauung. Als Anhänger der Ektogenese und des Darwinismus, zeigte er an konkretem Material die Hinfälligkeit der idealistischen Konzeptionen der westeuropäischen Evolutionisten und konzipierte eine Reihe neuer Gesetzmässigkeiten der Evolution. Die theoretischen Arbeiten A. N. Sewertzoffs führten die Morphologie aus der methodologischen Sackgasse, in der sie in Europa steckengeblieben war, und eröffnete eine Reihe neuer Wege und Richtungen der Erforschung des Evolutionsprozesses.

Er hat aufs neue die Frage der Bedeutung der Embryologie in der Evolutionslehre ausgearbeitet, das biogenetische Grundgesetz E. Häckels analysiert und an dessen Stelle die Theorie der Phylembryogenesen geschaffen, die erklärt, auf welche Weisen in der Evolution bei der Entstehung der Arten neue Kennzeichen in Erscheinung treten. Die Theorie der Phylembryogenesen eröffnet grosse Möglichkeiten für die weitere Arbeit der Embryologen, sowohl in der Theorie — beim Studium der progressiven und regressiven Evolution, als auch in der Praxis der Zucht der vom Menschen kultivierten Tiere.

Von ungeheurer grosser Bedeutung sind die Arbeiten A. N. Sewertzoffs auf dem Gebiete der Theorie des biologischen Progresses und Regresses, wo von ihm die Wege und Richtungen des Evolutionsprogresses in der Vergangenheit und Gegenwart festgestellt und die morphobiologische Theorie der Evolution geschaffen wurden. Und schliesslich sind noch von grosser Bedeutung die theoretischen Schlüsse in der Frage der Wechselbeziehung von Form und Funktion, die verschiedene Typen der wechselseitigen Abhängigkeit zwischen dem Bau des Organismus und seinen Lebensanpassungen festlegen. Dieses Forschungsgebiet gibt eine gänzlich neue Einstellung der Forschungsarbeit des Evolutionisten als Morphologe, sowie als Physiologe.

Es ist gegenwärtig noch gar nicht möglich, die Bedeutung der Arbeiten des Akademikers Sewertzoff abzuschätzen; das wird erst in Zukunft möglich sein, da sie einen unerschöpflichen Vorrat an neuen Ideen enthalten, dessen Bedeutung noch gar nicht erforscht ist. Seine wichtigsten theoretischen Zusammenfassungen — «Studien über die Evolutionstheorie» (1912—1922), «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution» (1931) — bilden ein Vademekum für jeden Biologen-Evolutionisten.

Widmen wir nur einige Worte der Bedeutung des Akademikers A. N. Sewertzoff als Lehrer. In mehr als 30 Jahren seiner Professorentätigkeit schuf er um sich eine mächtige Schule und einen grossen Kreis von Schülern, die mit ihm gemeinsam in der UdSSR eine neue Richtung der Evolutionsmorphologie ausarbeiteten. Dazu gehören der Akad. I. I. Schmalhausen, Prof. M. M. Woskobochnikoff, D. E. Belling, M. Makuschek, B. A. Dombrowskij, B. S. Matveiev, W. W. Wasnezoff, S. A. Sewertzoff, A. A. Maschkowzeff, S. G. Krishanowskij, S. N. Bogoljubskij und eine ganze Reihe wissenschaftlicher Mitarbeiter, die sowohl im Institut für Evolutionsmorphologie namens A. N. Sewertzoff in der

Akademie der Wissenschaften der UdSSR, als auch in den Laboratorien verschiedener Universitäten der UdSSR und wissenschaftlicher Forschungsinstitute arbeiten. Alle Schüler sind erfüllt von dem Gefühle der herzlichsten Liebe und der tiefsten Verehrung zu ihrem Lehrer. Und in der Tat fiel jedem, der die Gelegenheit hatte A. N. Sewertzoff zu begegnen, dessen Persönlichkeit durch ihre Geschlossenheit, Klarheit und Einheit auf. Eine grosse, etwas gebeugte Gestalt von ungeheurer physischer Kraft, ein rauher Blick aus dunkeln Augen, in denen sich viel Zartgefühl und Hilfsbereitschaft dem Menschen gegenüber verbarg, immer mit einem Buch in der Hand, ohne freien Tag, ohne Urlaub,— das war A. N. Sewertzoff, für den die wissenschaftliche Arbeit den Hauptinhalt seines Lebens bildete.

Gleichzeitig aber war A. N. ein Mensch von sehr vielseitigen Interessen. Er verfügte über grosse Erfahrungen auf den verschiedensten Gebieten des Wissens und war ein ausserordentlich interessanter Gesprächspartner in allgemeinen Fragen der Naturlehre, ebenso wie der Kunst, der Philosophie und Literatur.

Während seiner 45-jährigen wissenschaftlichen Tätigkeit war Akad. A. N. Sewertzoff sehr aktiv in gesellschaftlichen Arbeiten.

Allen Biologen ist er als begabter Lektor bekannt. Die Katheder der Universität und der wissenschaftlichen Gesellschaften, ebenso wie öffentliche Vorträge waren die Tribüne, von wo aus er seine Ideen und Erfolge propagierte. Von ihm wurde die erste zoologische Zeitschrift in Russland begründet, die gegenwärtig das zentrale Organ für Zoologie in der UdSSR darstellt.

A. N. Sewertzoff ist der Organisator und Vorsitzende einer Reihe von Unionskongressen der Zoologen gewesen. Auch seine Tätigkeit in wissenschaftlichen Gesellschaften muss hervorgehoben werden: in der Moskauer Gesellschaft der Naturforscher, der Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaften (deren Präsident er war), in der Leningrader und Kiewer Naturforschergesellschaft und in einer Reihe ausländischer wissenschaftlicher Forschungsinstitute, an der Moskauer Universität, und schliesslich an dem Institut für Evolutionsmorphologie an der Akademie der Wissenschaften, das nun durch Verordnung des Zentral Exekutiv-Komitees den Namen: Institut namens Akad. A. N. Sewertzoff erhalten hat.

Durch seine unermüdliche Arbeit untergrub A. N. Sewertzoff seine Gesundheit und trotz seiner kräftigen Konstitution starb er früher als zu erwarten war. Sein eiserner Organismus kämpfte lange, fast zwei Jahre, mit der Krankheit, die sich auf Grund von Überarbeitung entwickelte. Eine Arteriosklerose, allmählich fortschreitend, entriss ihn dem Leben. A. N. Sewertzoff hinterliess ein reiches Erbe in seinen Theorien und evolutionären Verallgemeinerungen. Das beste Gedenken an ihn wird die Fortsetzung seiner Arbeiten und die Entwicklung seiner Ideen auf allen Gebieten der Biologie sein.

Б. С. МАТВЕЕВ

СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ¹

Намечая схему исторического развития морфологии, автор дает характеристику описательного и филогенетического этапов в движении исследовательской мысли и останавливается на работах акад. А. Н. Северцова, положивших начало эволюционной морфологии. Кратко излагается теория филэмбриогенезов (эмбриональных изменений, передающихся по наследству), отражающихся на строении органов взрослых животных и нарушающих ход исторического развития предков. Далее автор кратко останавливается на морфобиологической теории А. Н. Северцова, разбирающей пути и направления биологического прогресса и регресса и теории филетических корреляций (координаций).

Вторая часть обзора посвящена работам Сектора эволюционной морфологии ИЭМП имени акад. А. Н. Северцова, изучающим закономерности филогенезов и онтогенезов. Характеризуется направление работ отделов Сектора, являющихся дальнейшим развитием теоретических установок акад. А. Н. Северцова. Филогенетические работы направлены на изучение филогенеза мелких систематических групп в связи с экологическими особенностями. Сравнительное изучение онтогенеза близких групп вскрывает специфичность отдельных этапов индивидуального развития и фаз индивидуальной жизни и их эволюцию. Далее приводятся работы Сектора ИЭМП по изучению факторов развития, морфологии домашних животных и закономерностей динамики популяций и интенсивности борьбы за существование.

В заключении подводятся итоги и дается оценка работ, проведенных лабораторией акад. А. Н. Северцова, по их теоретической значимости и применимости к практике животноводства и медицины.

Задача настоящей статьи заключается в том, чтобы в очень короткой схематичной форме наметить те направления и разделы работы, которая проводится в настоящее время в Секторе эволюционной морфологии Института эволюционной морфологии и палеозоологии имени акад. А. Н. Северцова (ИЭМП). Мы не берем на себя смелость утверждать, что в нашей работе охватываются все проблемы морфологии. Мы, конечно, затрагиваем только некоторые проблемы эволюционной морфологии, и этой небольшой части мы посвятим наш обзор.

Морфология в течение своего исторического развития прошла

¹ Должано на сессии Биогруппы Академии Наук СССР, посвященной итогам работ Сектора эволюционной морфологии ИЭМП, 22 апреля 1936 г.

ряд этапов, которые и по настоящее время находят свое отражение в морфологических исследованиях.

Первым этапом чисто описательной анатомии человеческого организма и животных явился анализ строения разных животных, начиная от человека; в результате получалось накопление фактических данных по строению животных. Второй этап характеризовался применением метода сравнения; сравнительный метод дал возможность от анализа перейти к синтезу. Сравнительный анализ строения ряда животных вызвал необходимость в объяснении сходства и различия рассматриваемых животных. Отсюда возникли первые теоретические объяснения (теория типов Ж. Кювье, фон-Бара, теория единства плана строения Ж. Сент-Иллера, теория архетипа Гёте, Окепа и Оуена). Возникли понятия соответствия органов: гомологии, аналогии, корреляции и т. д. Соответственно идеалистическому мировоззрению того времени все эти понятия носят телеологический характер, почему этот этап морфологии носит название идеалистической морфологии.

Для идеалистического этапа морфологии характерны следующие представления: 1) «единство плана», лежащего в основе строения живых существ, принадлежащих к одному типу или даже нескольким типам; 2) расположение всех организмов в один ряд по восходящим ступеням совершенства, т. е. по «лестнице живых существ» (Бонне, Бюффон и др.); 3) признание параллелизма между развитием особи и восходящим рядом взрослых организмов; 4) представление о повторении частей внутри организма.

Характеристика филогенетической морфологии. Эволюционное учение дало всем этим понятиям новое содержание. Сравнительный анализ строения и развития современных и ископаемых животных становится основным методом эволюционного учения, доказывающим происхождение ныне живущих животных от общего родоначального предка. Возникает филогенетическое направление в морфологии, ставящее своей задачей установление родственных взаимоотношений между современными животными и их ископаемыми предками. Метод тройного параллелизма (сравнительная анатомия, палеонтология и эмбриология), установленный Геккелем, является и по сей час основным методом филогенетического изучения.

Однако понимание эмбриологического метода Геккелем в его формулировке биогенетического закона было одностороннее. Индивидуальное развитие (онтогенез по Геккелю) есть лишь отражение исторического развития (филогенеза). Отсюда строгое разграничение признаков на древнегенетические (палингенезы), повторяющиеся в индивидуальном развитии строение взрослых предков, и на новогенетические (ценогенезы), нарушающие эти повторения (реканитуляцию признаков).

К числу этих нарушений (ценогенезов) обычно относятся различные эмбриональные приспособления, выражающиеся в различных провизорных органах, не сохраняющихся у взрослых форм, а также различные изменения во времени и месте закладки органов (гетерохронии и гетеротопии).

Анализ ценогенезов показал, что все эти изменения настолько нарушают последовательность развития древнегенетических признаков, что многие исследователи отказались от эмбриологического метода, как метода восстановления исторического прошлого. Многие эмбриологи совершенно отрицают значение биогенетического закона для исследования развития животных.

Таким образом, филогенетическое направление, сыгравшее огромную роль в развитии эволюционного учения, привело к кризису морфологии, вызвавшему искание новых методов исследования.

Значительная часть исследователей пошла по пути эксперимента, и XX век характеризуется широким развитием различных направлений экспериментальной зоологии (генетика, механика или динамика развития, экспериментальная экология).

Значительная часть морфологов Западной Европы вернулась к чисто описательным работам, чисто статически изучающим анатомию, гистологию и развитие отдельных органов у разных животных без каких-либо теоретических выводов. До настоящего времени большинство морфологических журналов наводнено такими исследованиями, дающими лишь фактический материал без всякого движения вперед морфологической мысли. Однако сравнительный метод по своему значению не может ограничиваться одним анализом, необходим и синтез, без которого нет движения науки вперед.

Отказавшись от филогенетических исследований, ценность которых была поставлена под сомнение, многие морфологи снова возвращаются к прежним установкам идеалистической морфологии, возникают типологическая и идеалистическая морфология (А. Цэф, 1917—1931, А. Мейер, 1922, Любш, 1927—1931, Брандт, 1934 и др.), которые нашли себе богатую почву в фашистской Германии.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ

Новым этапом в развитии морфологии являются работы акад. А. И. Северцова, который создал новое направление эволюционной морфологии.

После Ч. Дарвина только немногие исследователи занимались конкретным исследованием закономерностей эволюционного процесса. Громадной заслугой А. И. Северцова является то, что он поставил перед собой эти задачи и на громадном фактическом материале разработал морфологические закономерности эволюционного процесса.

А. Н. Северцов совершенно четко отмежевывается от принципа автогенеза и других идеалистических установок и признает единственно правильными установки дарвинизма, подчеркивая воздействие принципов дарвиновского учения не на отдельный организм, а на следующие друг за другом поколения.

Идя таким путем, А. Н. Северцов укрепляет прочную базу для материалистического понимания эволюционного процесса, созданную Ч. Дарвином.

Для современного эволюционного морфолога изучение филогенезов не должно являться самоцелью, а представляет лишь необходимый фактический материал, дающий возможность перейти к установлению общих закономерностей эволюционного развития.

Признавая метод тройного параллелизма единственным верным путем реконструкции филогенетического развития, А. Н. Северцов дал новую трактовку эмбриологического метода, вскрыл причины кризиса, в который зашло филогенетическое направление морфологии в установке Э. Геккеля.

Теория филэмбриогенезов. Дополняя биогенетический закон Э. Геккеля, А. Н. Северцов развивает и обосновывает большим количеством конкретных данных положения Ф. Мюллера (1864) о значении для эволюционного развития изменений, происходящих в онтогенезе потомков на самых различных стадиях индивидуальной жизни. А. Н. Северцов эти наследственные эмбриональные изменения (мутации) строения органов животных, нарушающие течение исторического хода развития предков и изменяющие строение органов взрослых животных, называет филэмбриогенезами и придает им громадное значение при эволюционном развитии новых признаков животного.

Онтогенез — не отражение эволюции, протекающее у взрослых животных, как считали Э. Геккель, Вейсман и др., но на базе рекапитуляции признаков в онтогенезе происходит формирование новых этапов исторического развития путем филэмбриогенезов.

Отсюда следует, что не только филогенез определяет онтогенез, но и онтогенез в свою очередь является базой для филогенеза. Иначе говоря, филогенез есть последовательная совокупность онтогенезов ряда поколений.

Таким образом, отрывочные высказывания разных авторов, критикующих биогенетический закон и отрицающих универсальность закона рекапитуляции, объединены А. Н. Северцовым в стройную теорию филэмбриогенезов, заново перестроившую теорию взаимоотношения онтогенеза и филогенеза и давшую новое толкование возникновению новых признаков при процессе видообразования.

Я не имею возможности сейчас касаться вопроса о различных типах филэмбриогенезов и ограничиваюсь лишь общей формулировкой теории филэмбриогенезов.

Вторым важным вопросом, поставленным на разрешение А. Н. Северцовым, является морфологическая теория путей эволюции. Отмечая приспособительный характер эволюционного процесса, А. Н. Северцов обращает внимание на значение условий среды, окружающей организм, для филогенетического изменения строения животных и функций, которые несут его отдельные органы.

Разбирая главные направления филогенетического развития животных, А. Н. Северцов установил, что биологический прогресс идет различными путями. В настоящее время мы различаем два главных направления биологического прогресса.

1. Морфофизиологические прогрессивные изменения организации животных (а роморфозы), когда происходит изменение строения органа и его функции, повышающее интенсивность жизнедеятельности организма во всем его целом.

2. Частные приспособления организмов к окружающей среде, когда сложность их организации, интенсивность энергии, жизнедеятельности в общем не повышается (идиоадаптации).

Кроме того А. Н. Северцов выделяет еще два пути направления биологического прогресса.

3. Ценогенезы как приспособительные изменения, ограниченные эмбриональным периодом.

4. Общий морфологический регресс — дегенерацию, когда вследствие паразитизма или сидячего образа жизни редуцируются активные органы или целые системы органов.

В установке А. Н. Северцова эти понятия прогрессивного развития носят чисто материалистический характер в противовес идеалистическому толкованию понятия элевации В. Франца (1931); становится очевидно, что биологический прогресс складывается сложным взаимным проникновением прогрессивных и регрессивных процессов.

Не менее важным этапом в развитии эволюционной морфологии явилось учение о принципах (типах) филогенетических изменений органов, разработанное А. Н. Северцовым. При рассмотрении этих типов приспособлений органов центр тяжести переносится с анатомических изменений органов на физиологические, т. е. каждое морфологическое изменение органа рассматривается как способ развития активной функции или пассивного приспособления в полезном для всего организма направлении.

Основным моментом для филогенетических изменений органа является то, что как каждая клетка, так и орган обладают одновременно несколькими функциями, т. е. они мультифункциональны. В процессе эволюции каждая из этих функций может

изменяться количественно (усиливаться или ослабляться) или в других случаях изменения может иметь качественный характер.

(Отсюда следует анализ разных типов филогенетических изменений органов (смена функций, субституция органов или функций, интенсификация и т. д.).

Наконец, последним разделом является проблема корреляции, причем морфологи занимаются филетическими корреляциями по терминологии Л. Плате, или координациями органов, как их выделяет в особую группу А. Н. Северцов.

А. Н. Северцов дает классификацию филетических корреляций. Он разбивает филетические корреляции (координации) на две группы.

1. Морфофизиологические координации, когда соотносительные изменения органов связаны друг с другом функционально, следствием чего устанавливается координационная цепь органов.

2. Топографические координации, когда координированные органы связаны друг с другом не функционально, а лишь по положению, и имеют только общее биологическое значение.

И. И. Шмальгаузен (1935), так же как и А. Н. Северцов, из общего понятия корреляции выделяет филетические корреляции или координации, но он морфофизиологические координации А. Н. Северцова предлагает называть динамическими или конструктивными координациями. Они выражаются в относительном постоянстве функциональных зависимостей — корреляций — между различными органами (например координации между скелетом, мышцами или кровообращением и иннервацией). Кроме того Шмальгаузен выделяет третью группу филетических корреляций, называя их биологическими координациями, которые выражаются в относительном постоянстве соотношения органов, не связанных топографически и не обнаруживающих также непосредственной функциональной зависимости (например связь между длиной шеи и длиной передних конечностей у травоядных).

С. Н. Боголюбский (1936) при анализе коррелятивных соотношений органов у домашних животных сохраняет все вышеперечисленные типы координаций и выделяет еще новый тип конъюнктивных координаций, называя таким термином одновременную зависимость нескольких морфологических компонентов от одного и того же фактора, но заложенного не в каждом компоненте. Конъюнктивные координации у домашних животных С. Н. Боголюбский разделяет на: 1) амплексные, когда органы и признаки в своих пропорциях зависят от общих размеров животного; 2) плюривалентные, когда признак, появившийся в одном из органов, распространяется потом и на другие органы (например: соответственное увеличение оперения хвоста и крыльев птиц, зависимость между ослабленным шерстяного

покрова и зубами и т. д.); 3) гомодинамические, когда изменения захватывают органы по всему их ряду (например сходные изменения в позвонках).

Несмотря на то, что закон корреляций установлен Ж. Кювье еще в 1812 г., эта область взаимоотношений органов является наименее разработанной и требует дальнейшей разработки.

Вот в нескольких штрихах обзор тех проблем, которые были поставлены в настоящее время перед эволюционными морфологами акад. А. Н. Северцовым:

ОБЗОР РАБОТ СЕКТОРА ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ИЭМП

Сектор эволюционной морфологии ИЭМП ставит своей задачей дальнейшую разработку морфологических закономерностей эволюции на базе филогенетических исследований методом тройного параллелизма (сравнительная анатомия, эмбриология и палеозоология), включая сюда и эксперимент, с учетом взаимоотношений организма с окружающей средой.

В связи с широким развитием различных идеалистических направлений в капиталистических странах мы считаем, что разработка материалистических основ эволюционного учения и разоблачение несостоятельности идеалистических мировоззрений являются первоочередной задачей советских ученых. С другой стороны, установление динамики эволюционного процесса в прошлом и настоящем даст возможность биологам взять в руки управление жизненными процессами животных, ценных для народного хозяйства нашей социалистической родины. Мы считаем, что морфологи должны вести работы в обоих этих направлениях.

Переходя к обзору работ Сектора эволюционной морфологии за последние годы, я лишь в короткой схематической форме останавлиюсь, в последовательном порядке, на всех разделах, имея в виду, что в последующих статьях основные положения будут развернуты на конкретном фактическом материале.

Филогенез и его закономерности

Как я указал в самом начале, изучение генетических взаимоотношений между различными группами животных является первоочередной задачей эволюционных морфологов, дающей им материал для установления закономерностей эволюции.

Теория филэмбриогенезов, установившая, что эволюция новых признаков происходит не у взрослых форм, а на разных этапах индивидуального развития, заставляет заново пересмотреть филогенетические построения, данные морфологами после Э. Геккеля.

Несмотря на то, что как у Э. Геккеля, так и у К. Гегенбаура совершенно четко был поставлен вопрос о необходимости строгого размежевания у современных низших групп признаков примитивных от признаков, ими вторично приобретенных, до сих пор даже в представлении об основных этапах эволюции эта аксиома забывается.

Приведу несколько примеров. При установлении происхождения наземных позвоночных от водных предков, самим Гегенбауром признаки современных двоякодышащих рыб (австралийского цератода) были поставлены в основу реконструкции предка наземных позвоночных.

Исходя из теории происхождения парных конечностей позвоночных от жаберных дуг, плавник цератода с двусторонним радиальным расположением лучей считался исходной формой для пятипалой конечности наземных позвоночных.

Сравнительные эмбриологические исследования (Дорна-Рабля, Северцова, Шмальгаузена, Крыжановского) указывали на несостоятельность теории Гегенбаура, однако до настоящего времени многие морфологи занимаются построением гипотетических схем. Так, Любош (1927) снова выводит парные конечности от плавников и пятипалые конечности из жаберной дуги с жаберными лучами, но вместо преобразования одного жаберного луча в свободную конечность он гипотетически разбирает преобразования трех лучей.

А. Нэф (1931), яркий представитель идеалистической морфологии, автор филогенетических обзоров в самых последних морфологических сводках (1931, 1935—1936), выводит амфибий от предков двоякодышащих с лапами, как у современного цератода.

Другой пример: в самой последней сводке о морфологии черепа позвоночных (1936) такие крупные специалисты, как Стеншио и Гольмгрен (Stensio, Holmgren), строят эволюцию черепа позвоночных животных через этап слизистого хряща (как это имеется у современных круглоротых), к сплошному костному черепу (как имеется у древних ископаемых рыбообразных существ *Ostracodermi* и древних палеониспид). Следующим этапом они считают костный череп, состоящий из отдельных костей, образовавшихся путем распада сплошного костного черепа. Последним этапом является хрящевой череп современных позвоночных животных, образующийся путем редукции костного вещества. Это приводит их к заключению, что все позвоночные, имеющие хрящевой скелет, являются дегенерировавшими группами. Такие выводы совершенно противоречат всем данным сравнительной анатомии и эмбриологии.

Подобного рода филогенетические построения, механистически суммирующие признаки низших групп, как групп статических, как бы остановившихся в эволюционном развитии на низших ступенях лестницы природы, показывают, что эволюционные морфологи

должны заняться пересмотром филогенезов на базисе того, что филогенез — это совокупность онтогенезов.

Целый ряд работ, проведенных в Институте эволюционной морфологии Академии Наук, может иллюстрировать это положение.

А. Н. Северцов в 1934 г. в большой работе об эволюции брюшных плавников рыб исследовал на громадном материале развитие этих органов, разбирая не только преобразование формы, но и функции брюшных плавников, с точки зрения различных принципов филогенетических изменений органов.

У предков рыб функция плавников была вполне пассивной — поддерживание равновесия задней части тела. У акул, осетровых и палеонисцид к этой главной пассивной функции прибавилась второстепенная активная функция изменения направления движения тела рыбы, что вызвало срастание отдельных элементов плавника. У костных ганоидов и костистых рыб эта второстепенная активная функция усиливается, что достигается путем выпадения промежуточной функции (базиптериговых лучей).

Таким образом, историческое развитие брюшных плавников идет не путем суммирования ряда признаков, а сложным преобразованием — прогрессивным развитием одних частей с одновременной редукцией других, что происходит в связи с преобразованием функций органа.

А. Н. Дружинин в 1933 г. исследовано развитие плавников двоякодышащих рыб и установлено, что плавник австралийского цератода, построенный по типу архиптеригия, является не примитивной формой плавника, а наоборот, вторично более измененной формой, чем даже пятипалая конечность.

В основу происхождения пятипалой конечности мы должны положить двусосную конечность типа ископаемых кистеперых рыб (*Sauripterus* из *Crossopterygii*). В эмбриональном развитии одноосный плавник цератода проходит эту стадию двусосности, а затем уклоняется в сторону, как совершенно боковая ветвь, от пути к наземным позвоночным.

Эти данные Дружинина нашли подтверждение в большой монографии Гольмгрена (1933).

В своей последней, еще не напечатанной работе А. Н. Дружинин заново пересматривает вопрос об эволюции конечностей наземных позвоночных, кладя в основу своего анализа преобразование функции, выполняемой передними и задними конечностями на разных этапах эволюции четвероногих (*Tetrapoda*). Передние и задние конечности, будучи гомодинамными органами, с самого начала развились своим особым путем и не проходили стадии нейтральной конечности, как думали раньше. Такое независимое развитие обеих пар конечностей,

приведшее к их различной функции, особенно у высших форм (где передние конечности «тянут» тело вперед, а задние, наоборот, «толкают»), обусловлено в свою очередь тем, что уже у рыбообразного предка грудной и брюшной плавник несли также различные функции. Грудной плавник играл роль при плавании и при опоре рыбы о дно, он был дифункционален, а брюшной плавник служил только для опоры и ползания по дну, т. е. был монофункционален. Эволюция передних конечностей на различных своих этапах у различных форм совершалась по различным принципам филогенетических изменений органов, причем часто один принцип подготовлял дальнейшее развитие органа по другому принципу. Если первые шаги образования наземных конечностей из плавника рыбообразного предка совершались путем «расширения функции» (плавник стал служить и для плавания и для опоры), то наземная конечность как таковая возникла из плавника лишь путем «фиксации фазы», т. е. временная функция опоры плавника о дно, когда он скручивался в локтевом суставе, навсегда закрепилась в наземной конечности. Последнее обстоятельство привело к типичной «смене функции», т. е. опорная функция (побочная у предка) стала теперь ведущей. Дальнейшая эволюция конечностей наземных позвоночных шла различными путями. С одной стороны, по принципу «расширения функции» — таким путем выработался ряд побочных функций: копательная, хватательная, оборонительная. С другой стороны, по принципу «усиления функции» (большинство сумчатых, полуобезьян, приматы), когда значительно развились хватательная и лазательная функции. В конце этого ряда стоит человек, в руке которого мы уже имеем настоящую «смену функции» при утрате рукою ненужной уже опорной функции. Третьим путем является «сужение функции», что имеет место в эволюции конечностей копытных животных.

С. В. Емельянов на основании сравнительного эмбриологического исследования всего ряда позвоночных, от рыб до млекопитающих, переисследовал главу сравнительной анатомии о ребрах (1935—1936) и дал совершенно новую картину взаимоотношений верхних и нижних ребер. Нижние ребра являются филогенетически более древними, а верхние имеются только у кистеперых рыб и хвостатых амфибий; в остальных группах позвоночных они сохраняются лишь в виде рудиментарных дополнительных отростков (мускульные косточки костистых рыб, крючковидные отростки рептилий и птиц).

Серия работ А. А. Машковцева по филогенезу мочеполовой системы (1926—1934) показывает, что в развитии половых протоков нет единства. Оно пошло двумя путями: от пронефроса и первичного мочеточника (селахии, двоякодышащие рыбы и наземные по

звоночные) и из мезонефрических воронок, которые, сливаясь, образуют особые выводные каналы (осетровые и костистые рыбы).

В настоящее время наше внимание сосредоточено на филогенезе мелких систематических групп, причем в основу взят филогенез костистых рыб, как группы филогенетически сравнительно молодой (конец мезозоя), но в то же время чрезвычайно богатой представителями и одновременно с этим имеющей большее значение в нашем народном хозяйстве. В. В. Васнецов в специальной статье в этом же номере журнала остановится на этом вопросе более подробно, поэтому я ограничиваюсь лишь самыми общими замечаниями.

Филогенетические взаимоотношения костистых рыб до последнего времени совершенно неясны. До настоящего времени еще нет даже ясного представления, каковы исходные группы для костистых рыб. Палеонтологи Грегори, Тет Реган, Л. С. Берг дают различные установки. Одни считают предками рыб первичнопозвонковых *Protospondyli* (триас и юра), другие — группу *Phylophoridae* (триас и юра). Л. С. Берг и Стеншио выводят предков костистых рыб из палеонисцид (*Palaeoniscidae*).

В. В. Васнецову и ряду сотрудников нашего Института в своих работах удалось показать, что эволюция разных групп костистых шла по пути филэмбриогенеза. Сравнительный эмбриологический анализ органов, играющих роль в систематике рыб, может иллюстрировать это. Жировой плавник лососевых и некоторых других групп костистых рыб (В. Васнецов, 1935) происходит из эмбрионального органа предков, преобразующегося в особый орган, характерный для этих групп. История развития окраски рыб (В. Васнецов, 1934) также идет путем преобразования на разных этапах индивидуального развития. Нектонная окраска, свойственная свободноплавающим рыбам, происходит путем выпадения конечных стадий развития. У рыб, связанных с субстратом, появляются другие виды окраски (пятнистая, полосатая и в поперечном направлении), как преобразование первичной пятнистости, повторяющейся у них на более ранней стадии развития.

Работа в этом направлении лишь начата, сделано еще мало, но можно надеяться, что изучение филогенеза мелких систематических групп, базируясь на разработке морфобиологической теории эволюции, с анализом строения и функции различных органов, при учете специфики экологических условий, различных на различных этапах развития организма, позволит вскрыть специфическую характеристику разных этапов индивидуального развития рыб и таким образом открыть пути эволюции мелких систематических групп, что имеет большое значение в практике животноводства и рыбного дела.

Закономерности онтогенеза

Другим разделом нашей работы является изучение онтогенеза животных не с целью выяснения филогенетических взаимоотношений изучаемых групп, а с точки зрения вскрытия закономерностей индивидуального развития.

Теория филэмбриогенезов А. Н. Северцова ставит проблему соотношения онтогенеза с филогенезом в совершенно новом разрезе. Определение рекапитуляций признаков предков в индивидуальном развитии потомков, разделение признаков на древнегенетические и новогенетические, как то считали пользовавшиеся эмбриологическим методом морфологи филогенетического направления, не является основной задачей современных морфологов.

Если мы признаем, что филогенез есть последовательная совокупность родственных онтогенезов, то филогенез выражает эволюцию онтогенеза, а не только его конечных фаз, взрослых организмов.

Таким образом, перед нами ставится задача изучения эволюции онтогенеза путем сравнительного изучения онтогенеза близких групп, выяснения специфичности отдельных этапов индивидуального развития и установления путей эволюции не только взрослых форм, но и отдельных фаз индивидуальной жизни (эволюция яйцеклетки, гаструлы, эмбриональных приспособлений и т. д.).

Еще Менерт в 1895 г. отметил в своей книге «Кайногенезис» значение эмбриональных вариаций на развитие органов. «Эмбриональный кайногенез (ценогенез по терминологии Э. Геккеля) можно определить как происходящую вследствие функционально-филетических причин для каждого вида определенную перегруппировку фаз развития всех органов». Сюда относятся ускорение или замедление общего роста всего эмбриона, индивидуальные различия во времени дифференцировки того же органа в одном и том же виде животных и, наконец, индивидуальные различия в способе развития того же органа у того же вида. Многие из этих вариаций исчезают в течение эмбриональной жизни и не отражаются на строении взрослого животного, другие же имеют влияние и на строение взрослых животных. На эти же процессы обращал внимание А. Н. Северцов еще в 1912 г. в «Этюдах по теории эволюции».

В 1930 г. де-Беер в своей книге «Эмбриология и эволюция» подчеркивает, что изменение темпа онтогенеза, т. е. гетерохронии, наблюдаемые в эмбриональном развитии органов, имеет очень большое филогенетическое значение.

Развивая теорию филэмбриогенезов, А. Н. Северцов в статье об эволюции онтогенеза многоклеточных животных (1934) ставит явление ускорения развития (акцелерации) и замедления (ретардации) уже в число способов филэмбриогенеза, а не ценогенеза. Таким образом, следствием теории филэмбриогенеза явилась необходимость пересмотра основных понятий, установленных Геккелем, т. е. палингенезов, ценогенезов, рекапитуляций, эмбриональных приспособлений.

Прежде всего о палингенезах и ценогенезах. Очень часто наименование признака древнегенетическим или новогенетическим совершенно не соответствует времени появления признака. Так, волосистой покров и полимастия обычно относятся в развитии человека к палингенезам, а зародышевые оболочки, амнион, аллантаис, полученные млекопитающими еще от рептилообразных предков, считаются ценогенезом, т. е. древний признак называется новогенетическим, а новый — древнегенетическим.

Особенно запутанную картину представляет собой понятие ценогенезов; к этой группе филогенетики относят все те процессы, которые по мнению того или иного автора не получили объяснения в филогенетическом ряду. Таким образом, ценогенезы служат как бы складочным местом всех непонятных процессов.

На основании изучения некоторых ценогенезов я предлагаю оставить термины «палингенез» и «ценогенез» только для признаков взрослых животных, как употребляли эти термины Гегенбаур, Регемель, Фюрбрингер и др., называя палингенезами не измененные анцестральные признаки, сохранившиеся у современных животных от отдаленного предка, а признаки, развившиеся у современных низших групп помимо генетического ряда, и ценогенезами — у высших. Лучшим термином для этих явлений был бы неогенез. Все же временные изменения, протекающие у зародышей, не сохраняющиеся у взрослых, как правило, носят характер эмбриональных приспособлений, почему я и предлагаю назвать их эмбриоадаптациями.

По своему происхождению эмбриональные приспособления — эмбриоадаптации — могут быть различного характера. Новообразования — ценогенезы — в геккелевском понимании служат эмбриональными приспособлениями лишь в отдельных частных случаях, когда появляются специальные провизорные органы, нужные зародышу в условиях его зародышевой жизни и не сохраняющиеся у взрослых организмов. Отсюда возникает необходимость разобрать различные типы эмбриоадаптаций и изучить их эволюцию в историческом развитии, ибо каждое эмбриональное приспособление имеет также свою собственную эволюцию, независимую от эволюции взрослых животных. Работа в этом направлении только начата, но некоторые результаты уже имеются. А. Н. Северцов (1931) делит

эмбриональные приспособления по их функциональному значению на приспособления к питанию, защите от врагов, дыханию.

Б. С. Матвеев (1936) и С. Г. Крыжановский (1936) изучают различные эмбриональные приспособления у рыб. На основании анализа эмбриональных приспособлений личинок рыб к пелагическому образу жизни мною намечаются следующие типы эмбриоадаптаций:

1. Приспособления к зародышевой жизни, полученные через материнский организм, связанные с эволюцией материнского организма, а не зародыша (оболочки яиц, желток).

2. Приспособления, выработавшиеся в течение эволюции онтогенеза путем преобразования уже имеющихся у зародышей органов; приспособления, связанные с эволюцией самих зародышей, в связи с отбором у зародышей тех вариаций, которые являются наиболее полезными для данного вида в специфических для него условиях эмбриональной жизни (типы формы желточных мешков, обуславливающих различные формы движения мальков).

3. Новые провизорные органы, развивающиеся самостоятельно у зародыша и не сохраняющиеся у взрослых животных (например: различные роговые присоски у личинок амфибий, *sinus cephalicus* пелагических мальков рыб).

4. Гетерохронии регулируемые, т. е. временное ускорение или замедление развития органов взрослых животных, затем регулируемое. Например громадное разрастание плавников у пелагических мальков рыб, которые потом останавливаются в развитии и у взрослых рыб делаются маленькими.

5. Древние палингенетические признаки, которые появляются у зародыша, потому что они имеют специфическую функцию, нужную организму в течение зародышевой жизни, и не сохраняются у взрослых форм.

На табл. 1 и 2 представлены несколько серий развития некоторых морских рыб, которые могут иллюстрировать вышеперечисленные типы эмбриональных приспособлений. У рыб, откладывающих икру на дне в прибрежной зоне, оболочки икринки очень плотные, вследствие этого вылупление наступает поздно, и вылупляется малек значительно более сформированным, чем у рыб с пелагической икрой. Это видно при сравнении рис. 1 и 2 (табл. 1) мальков *Lepatogaster* с рис. 4, 8, 12 и 16 мальков *Engraulis*, *Sargus*, *Mullus*, *Callionymus*, развивающихся из пелагической икры. У пелагической икры, наоборот, оболочки чрезвычайно тонкие и прозрачные, и вылупление наступает очень рано.

В самой икринке, также еще до ее откладки в воду, внутри материнского организма образуется ряд приспособлений к плаванию. На рис. 3, 7, 11, 15 табл. 1 и рис. 1 табл. 2 изображены пелагические икринки рыб *Engraulis*, *Sargus*, *Mullus*, *Callionymus* и *Scor-*

раена. Желток у них прозрачный и у некоторых имеются особые жировые капли, поддерживающие их во взвешенном состоянии. Нередко икру разных рыб трудно различить, так как форма икринок

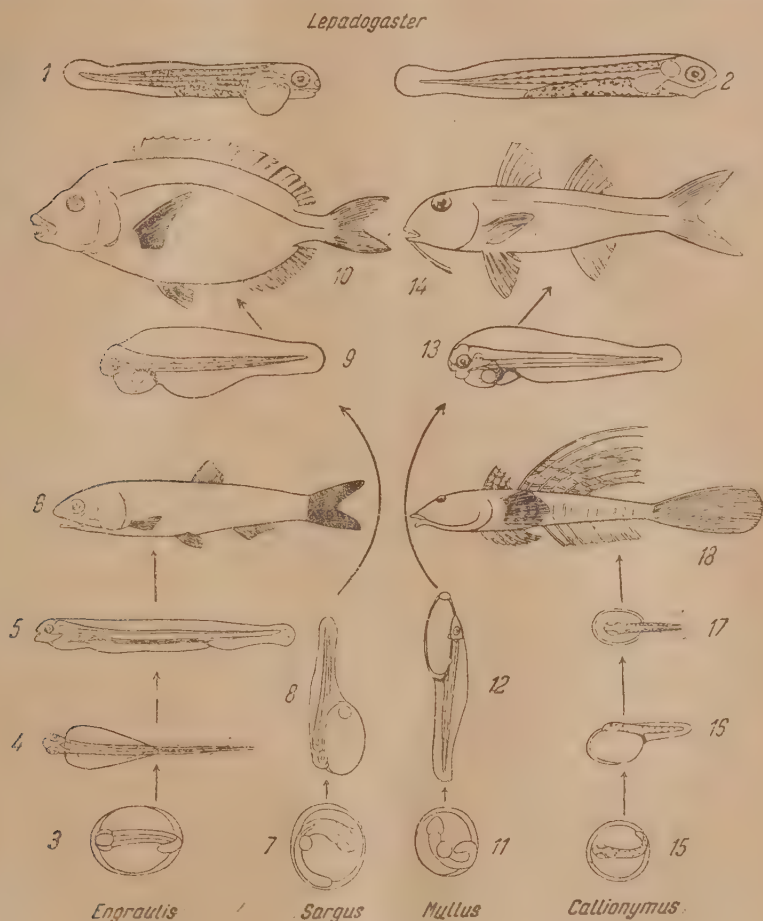


Табл. 1. Типы эмбриональных приспособлений рыб к пелагическому образу жизни. Рис. 1—2. Мальки *Lepadogaster* sp., 1—первый день вылупления, 2—пятый; рис. 3—6. *Engraulis encrasicolus*, 3—икра, 4—первый день вылупления, 5—пятый день вылупления, 6—взрослая хамса; рис. 7—10 *Sargus annularis*, 7—икра, 8—первый день вылупления, 9—третий день, 10—взрослый морской карась; рис. 11—14 *Mullus barbatus*, 11—икра, 12—первый день вылупления, 13—третий день, 14—взрослая барбулька; рис. 15—18 *Callionymus festivus*, 15—икра, 16—первый день вылупления, 17—третий день, 18—взрослая морская мышь

оболочки, размеры и величина жировых капель оказываются почти одинаковыми (*Mullus*—диаметр икринки 0.8—0.9 мм, жировая капля 0.24 мм, *Sargus*—соответственно 0.7—0.9, 0.16 мм), следовательно

здесь дочерние организмы (икринки) разных рыб получили через свои материнские организмы, различные по внешней форме (рис. 10 и 14), сходные эмбриональные приспособления, независимо от их

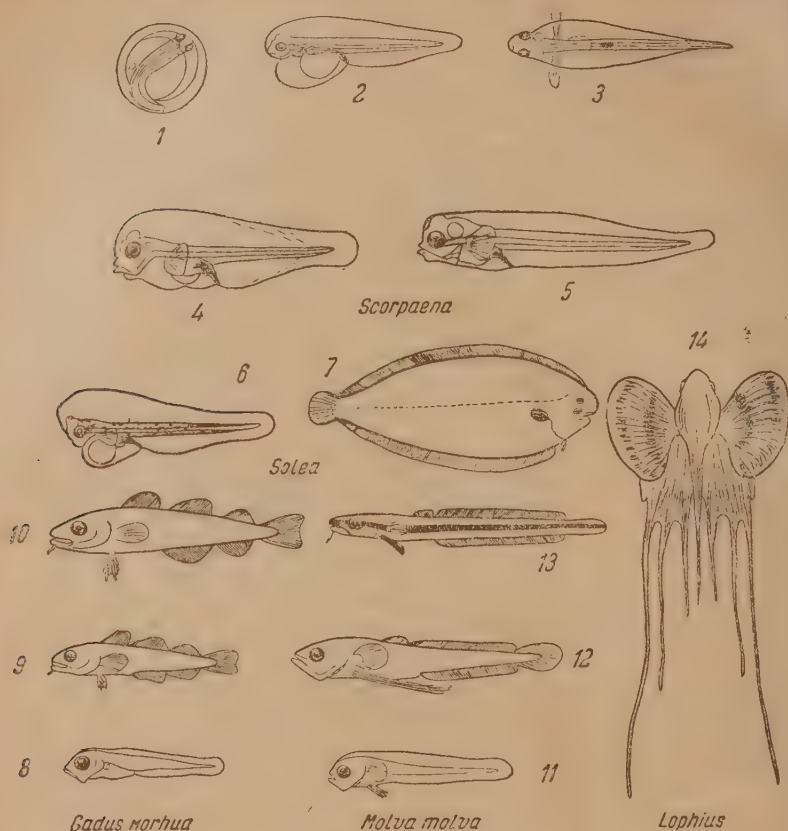


Табл. 2. Типы эмбриональных приспособлений рыб к пелагическому образу жизни. Рис. 1—5 *Scorpaena porcus*, 1—икра, 2—первый день вылупления, 3—4—третий день, 5—малек из планктона; рис. 6—7 *Solea*, 6—второй день вылупления, 7—взрослый морской язык; рис. 8—10—ряд мальков *Gadus morhua* (из Ehrenbaum'a, 1911); рис. 11—13—ряд мальков *Molva molva* (из Ehrenbaum'a, 1911); рис. 14—малек *Lophius piscatorius* (из Ehrenbaum'a)

генетического родства. Эти примеры иллюстрируют разный характер эмбриональных приспособлений, полученных через материнский организм.

Рис. 4, 8, 12 и 16 табл. 1 и рис. 2 табл. 2, представляющие стадии вылупления указанных выше рыб, показывают различные типы этих личинок в зависимости от различных способов их плавания после их вылупления. У хамсы (*Engraulis*) форма желтка вытянутая по телу малька и движение его змеевидное. У бар-

бульки (*Mullus*) желточный мешок вытянут вперед, а жировая капля впереди, благодаря чему малек плавает вертикально, головой кверху. У морского карася (*Sargus*) желточный мешок округлый, с жировой каплей назади, и он плавает вертикально головой вниз. У морской мыши (*Callionymus*) желточный мешок относительно к размеру малька громадный, и он плавает, совершая движение хвостом, как пропеллером. Все эти примеры являются иллюстрацией второго типа эмбриональных приспособлений — преобразования органов, имеющих у зародышей. В дальнейшем эти эмбриональные приспособления сглаживаются. Мальки барбульки (табл. 1, рис. 9) и морского карася (табл. 1, рис. 13) оказываются чрезвычайно сходными, в то время как взрослые рыбы (табл. 1, рис. 10 и 14) сильно отличаются друг от друга.

В качестве примера провизорных органов у пелагических мальков представлен особый орган *sinus cephalicus* у морского ерша (*Scorpaena*) и камбалы — морского языка *Solea* (табл. 2, рис. 1, 2—5, 6). Вокруг головы и всего тела малька образуется особое пузыревидное разрастание, вследствие скопления жидкого секрета под кожей, служащее в качестве приспособления ко взвешенному состоянию в воде, причем личинка морского ерша приобретает торпедообразную форму.

Примером древнего органа, сохраняющегося вследствие несения им определенной функции у зародыша, на данных рисунках пелагических мальков рыб может служить единый непарный плавник, охватывающий как спинную, так и брюшную стороны туловища и хвоста. Затем он редуцируется, а вместо него развиваются отдельные непарные плавники.

Наконец, рис. 8—10 и 11—13 табл. 2 представляют личиночные органы движения пелагических мальков, развивающихся путем гетерохронии, т. е. временного разрастания брюшных плавников у тресковых (*Gadidae*) и брюшных, вместе с грудными, у морского чорта (*Lophius piscatorius*, рис. 14) в связи с приспособлением к пелагическому образу жизни. Это ускорение (акцелерация) в развитии величины плавников потом у взрослых форм выравнивается что видно из сравнения ряда развития нормальных плавников у трески (*Gadus morhua*, табл. 2, рис. 8—10) и мольвы (*Molva molva*, табл. 2, рис. 11—13).

С. Г. Крыжановский в своей только что законченной работе «О принципах рекапитуляции» дает совершенно иную классификацию типов эмбриональных изменений соответственно постоянству их встречаемости в онтогенезе и времени их появления.

Он полностью отрицает всякий смысл за терминами «палингенез» и «ценогенез», считает их мешающими и дает свою оригинальную классификацию типов эмбриональных приспособлений.

Эмбриональные приспособления он делит 1) на органы и 2) на отношения. К отношениям относятся гетерохронии (ускорения и замедления) и гетеротопии (изменение в положении органа). Эмбриональные приспособления — органы он делит на: 1) неограниченные эмбриональные приспособления, значение которых не ограничивается только эмбриональным периодом жизни, т. е. такие эмбриональные органы, которые либо были у взрослых предков, либо могут быть; 2) ограниченные эмбриональные приспособления, так называемые провизорные органы, значение которых в прошлом, настоящем и будущем ограничивается только эмбриональным и личиночным периодом жизни.

С. Г. Крыжановский точно так же подвергает критическому разбору типы рекапитуляций и на большом материале по развитию костистых рыб дает свою классификацию рекапитуляций, пытается создать формальную систему рекапитуляций.

А. Н. Северцов (1931—1934) и Л. Плате (1934) считают, что надставки стадий (анаболии) являются наиболее первичными, древними способами филогенетических изменений строения органов. Путем надставок суммируются мелкие наследственные вариации и развиваются приспособления к медленным изменениям условий существования. Отклонения на средних стадиях развития (девиации) и изменения начальных стадий (архаллаксии) являются вторичными явлениями, так как они вызывают изменение хода развития предка, состоящего уже из ряда слагающих его этапов. При этом эволюция идет скачкообразно: в результате накопления крупных наследственных изменений развиваются новые, у предка не имеющиеся признаки и зачатки органов, или быстро изменяются старые.

Поднимается вопрос о взаимоотношении этих типов филэмбриогенеза. Здесь А. Г. Рындзюнский (табл. 3) в его последней работе о развитии миотомов рыб отмечает интересный процесс постепенного сдвигания изменения строения органов с более поздних стадий у низших форм на более ранние стадии у высших. У лосося развитие миотома идет через ряд этапов от первичного прямого миотома к изогнутому симметричному; потом наступает асимметрия в развитии срединного отдела миотома по отношению к горизонтальной септе, и, наконец, в хвосте снова наблюдается вторичная симметрия. В развитии миотома у окуня средняя стадия асимметрии выпадает, т. е., другими словами, происходит сдвижение отклонения (девиации) с поздней стадии на раннюю, когда еще стадия асимметрии не образовалась.

С. Г. Крыжановский взамен старых понятий (анаболии, девиации и т. д.) расчленяет рекапитуляции с точки зрения порядка их появления и разделяет их на однофазные, когда новое изменение возникает сразу и не развивается, и на многофазные рекапиту-

ляции. Многофазные рекапитуляции могут быть гомогенными и гетерогенными, т. е. когда фазы, их составляющие, имеют одинаковый исторический возраст (гомогенные) или же слагаются из нескольких исторических моментов (гетерогенные).

Обычно представляют, что при эволюции путем надставок (многофазные рекапитуляции по Крыжановскому) имеется прямо возрастающая последовательность ряда рекапитуляций от одной стадии к другой.

С. Г. Крыжановский и А. Г. Рынзюнский описывают различные случаи гетерогенной рекапитуляции, когда последовательность идет, вместо прямо восходящей линии, по сложной ломаной кривой (примером могут служить стадии развития миотомов костистых рыб, у которых на средних стадиях развитие возвращается из асимметрии к первичной симметрии, а потом снова в асимметрию) (табл. 3).

С точки зрения влияния времени закладки органа на характер его дальнейшего развития имеются еще работы Б. С. Матвеева (1929), С. В. Емельянова (1934)

по взаимоотношениям между гистогенетическими и морфогенетическими процессами в развитии скелета.

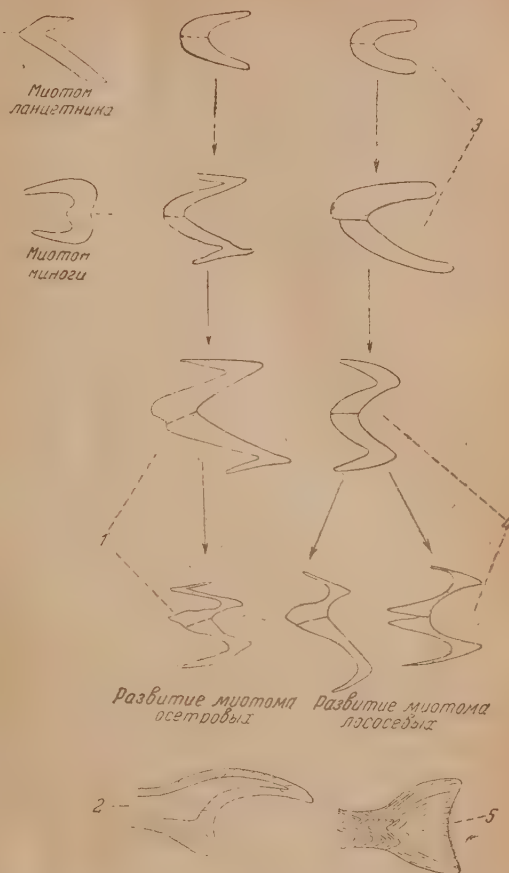


Табл. 3. Строение и развитие миотома рыб осетровых и лососевых по А. Рынзюнскому: 1 — симметрия миотомов осетровых и туловищных миотомов костистых возникает в онтогенезе вторично путем отклонения от первичной симметрии; 2 — вместе с несимметрично поделенным миотомом осетровые имеют неравнолопастный хвостовой плавник; 3 — развитие туловищных миотомов костистых и осетровых дает пример сходства начала и конца родственных онтогенезов при различии их средних отрезков; 4 — симметрия хвостовых миотомов костистых совсем иная, чем осетровых: она развивается из первичной симметрии; 5 — вместе с симметрично поделенным миотомом костистые имеют равнолопастный хвостовой плавник

Элементы осевого скелета костистых рыб и некоторые скелетные элементы амфибий могут развиваться у некоторых форм по типу соединительнотканых окостенений, утрачивая хрящевые стадии в онтогенезе. В некоторых случаях имеет место частичное выпадение хряща в онтогенезе: одна часть скелетного элемента проходит хрящевые стадии, а другая не проходит. Выпадение хряща в онтогенезе скелетных элементов связано с временем их закладки: хрящевые стадии проходят обычно те скелетные элементы (или их части), которые закладываются в онтогенезе раньше, и не проходят те, которые закладываются позже.

Эмбриональные корреляции

Взвешивая лишь вскользь еще другие проблемы онтогенеза, разрабатываемые нами. Прежде всего скажу несколько слов об эмбриональных корреляциях. Б. С. Матвеевым изучались коррелятивные взаимоотношения органов головы при помощи экспериментального выключения органов чувств у зародыша лягушки и щуки.

Оказалось, что даже такой грубый эксперимент, как экстирпация зачатков слухового пузырька и глаза, способен восстановить очень древние корреляционные связи. При удалении слухового пузырька корешки головных нервов восстанавливают правильное сегментальное расположение. Однако процесс восстановления зависит от различных степеней детерминации органа.

И. Н. Дисслер при изучении взаимоотношения онтогенеза органов чувств устанавливает интересную зависимость коррелятивных связей от времени вступления в коррелятивную связь при развитии. Если кожные органы чувств вступают в связь с черепом на ранних стадиях развития, то происходит взаимная связь органов чувств и черепа: изменяясь сами, органы чувств изменяют также и развитие черепа. На поздних стадиях органы чувств лишь используют существующие углубления в черепе, сами на череп не влияя. Таким образом, становится понятным, почему в одних случаях корреляции двусторонние, а в других односторонние.

Онтогенез систематических признаков

Наконец, последняя проблема — это онтогенез систематических признаков в целях определения процесса расхождения признаков в онтогенезе и установления специфичности отдельных этапов онтогенеза.

Еще К. фон Бэр (1828) в его законах поставлена на очередь эта проблема. Ч. Дарвин в XIV главе «Происхождения видов» также уделяет большое внимание порядку появления систематических признаков в индивидуальном развитии. А. Н. Северцов связал эту про-

блему с теорией филэмбриогенезов, объяснив, что если эволюция признаков идет по типу надставок (анаболии), то происходит последовательность в появлении систематических признаков. Признаки крупных систематических групп развиваются раньше, признаки мелких систематических групп (видов, подвидов, рас и пород) развиваются на поздних стадиях. При развитии по типу ранних эмбриональных изменений такой последовательности не происходит. Де Беер (1930) и Гарстанг (1923) предполагают, что самые крупные систематические группы (типы) развились путем неотении из личиночных форм, т. е. что, например, хордовые развились из личинок иглокожих. Другие крупные систематические группы животного царства (семейства, отряды, классы) развились путем пedomорфоза (термин де Беера), т. е. путем ранних эмбриональных отклонений и выпадения конечных фаз.

Систематика, стремясь быть естественной, генетической систематикой, по настоящее время еще очень часто оперирует с суммой признаков без анализа их значимости в историческом развитии. Однако признаки систематических групп не равноценны между собой, и для правильного понимания взаимоотношения систематических групп необходим их генетический анализ.

Проблема онтогенеза систематических признаков дает возможность подойти к этому вопросу. Выявление процесса расхождения признаков в онтогенезе, основанное на признаках рас и пород разводимых человеком животных, играет громадную роль в селекции и в проблеме животноводства.

Таким образом, эта проблема должна явиться одной из центральных проблем эволюционной морфологии. К сожалению, нами здесь сделано еще мало.

Факторы развития

Морфологическое изучение закономерностей онтогенеза и филогенеза оставляет не затронутыми факторы развития. Отсюда возникает необходимость применения экспериментального метода исследования для выяснения значения экзогенных и эндогенных факторов онтогенетического развития при прогрессивной и регрессивной эволюции. Этим занимается отдел функциональной морфологии под руководством А. А. Машковцева, который осветит направление своих работ в специальной статье.

В настоящее время им поставлены следующие проблемы.

Первой задачей является определить роль функций как морфогенетического фактора в прогрессивной и регрессивной эволюции, что А. А. Машковцевым выполнено в его работах по экспериментальному выключению функций легких и жабр на сравнительном материале по разным амфибиям и рептилиям.

Второй задачей, поставленной А. А. Машковцевым, является стремление проследить корреляцию между развивающимися органами с точки зрения возможной замены зависимого развития независимым. В этом направлении начаты работы по эволюции вторичнополовых признаков позвоночных животных. По данным Машковцева в филогенезе зависимые способы развития постепенно переходят в независимые: эволюция онтогенеза идет по направлению все большей самостоятельной автоматизации морфогенетических процессов и уменьшения фенотипической лабильности онтогенеза.

Третьей задачей, поставленной отделом функциональной морфологии, является разработка вопроса о механике сдвига в филогенезе морфогенетических процессов онтогенетического развития с поздних стадий на средние и ранние стадии онтогенеза и определение значений этих сдвигов для филогенеза. Этот вопрос непрерывно связан с тематикой по первым двум разделам и рассматривается с точки зрения влияния функций на морфогенез органов.

Последним вопросом является выяснение влияния экзогенных и эндогенных факторов индивидуального развития на экологическую конструкцию форм, живущих в разных экологических условиях.

Здесь установлена зависимость в размерах и величине органов у животных, живущих в различных климатических условиях (Машковцев, 1934), на основе изучения системы органов (кровеносная система, легкие, почки, железы внутренней секреции и др.), имеющих непосредственное отношение к адаптации (приспособлению) животного к климатическим факторам.

Морфология домашних животных

Особые условия эволюции домашних животных, как группы, развивающейся под влиянием человека, ставят перед морфологами ряд задач по изучению морфологических изменений в связи с одомашниванием. Отдел домашних животных, руководимый С. Н. Боголюбским, объединяет свою работу с другими институтами, входящими в объединение Комиссии по эволюции домашних животных, особенно с Институтом генетики.

Морфологическое изучение ведется в следующем направлении.

Во-первых, большое внимание уделяется сравнительным краниологическим и остеологическим исследованиям доместикационных изменений современных и ископаемых домашних животных и их гибридов. Работы С. Н. Боголюбского и Е. Г. Андреевой по краниологии гибридов зубробизонов с рогатым скотом показывают специальное наследование признаков у гибридов, однако отдельные краниологические признаки дают преобладание признаков то одной, то другой группы.

Далее Е. Г. Андреевой проведен анализ доместикационных изменений в костях конечностей баранов, показавший, что доместикация выражается в сохранении у домашних животных некоторых черт эмбрионализма в структуре костей конечностей. Изучение костей конечностей лошади Пржевальского в Аскания Нова показало неоднородность ее современной популяции.

Вторым разделом является изучение конституциональных изменений домашних и разводимых животных. Вычисление индексов изменений внутренних органов, проведенное на массовом материале — на различных представителях семейства собак (*Canidae*), дает возможность по индексам сердца, почек и других органов установить специфику их экологического размещения.

Изучение онтогенеза различных органов домашних животных, проводимое в настоящее время С. Н. Боголюбским и А. А. Терентьевой по различным органам овец, показывает, что доместикационные изменения происходят на разных этапах индивидуального развития по разным способам филэмбриогенезов.

Хвосты курдючных овец развиваются путем изменения начальных стадий развития, грудина — изменением средних стадий развития; наружное ухо у разных пород овец развивается по типу надставок. Следовательно доместикационные изменения представляют собой сложный комплекс разных изменений онтогенезов в историческом развитии.

Далее С. Н. Боголюбским установлены ряды параллельных признаков (курчавость, мопсообразность, длинношерстность) разных домашних животных, далеко отстоящих друг от друга. Кроме того в ряде работ построены гомологические ряды изменений в пределах различных пород одного вида собак (по признакам семи видов шерстности — курчавость, косматость, длинношерстность и т. д.).

С. Н. Боголюбский в предшествующем номере журнала в специальной статье изложил большой фактический материал по этим вопросам.

Закономерности динамики популяций

Последним разделом работы Сектора является изучение динамики популяций в целом, которое позволяет выяснить роль ряда факторов в морфологической эволюции, в особенности борьбы за существование, не учитываемых при изучении морфологии отдельных представителей групп животных.

С. А. Северцовым обработан многолетний статистический материал по динамике населения различных видов промысловых животных, птиц, млекопитающих, рыб и т. д. Им проводятся полевые исследования по изменению численности и выяснению колебаний

численности по птицам (глухари, тетерева), млекопитающим (косули, волки, кабаны), рыбам и рептилиям.

В результате этих исследований на конкретном материале получен ряд данных о роли борьбы за существование как фактора эволюции, которые С. А. Северцов излагает в специальной статье в этом номере журнала. Поэтому я ограничусь в своей статье лишь указанием вопросов, разрабатываемых им в настоящее время.

Во-первых, на исследованных группах изучалось воздействие внешней среды на численность популяций. Численность популяции зависит от плодовитости и смертности. Следует различать массовую смертность вследствие эпизоотий и стихийных бедствий (имеющих свою периодичность, различную для разных групп), от смертности индивидуальной, происходящей от незаразных болезней и от взаимодействия жертвы и хищника.

Количественное изучение индивидуальной смертности и вычисление кривых смертности во времени позволяют выяснить коэффициенты смертности, по которым имелись лишь отрывочные данные. Удалось выяснить, что коэффициенты смертности специфичны для каждого вида и каждой возрастной группы, так как они определяются степенью адаптации. Различие в коэффициентах смертности у разных животных объясняется различными типами размножения (яйценокость, живородность, забота о потомстве). Между высотой типа размножения и коэффициентом смертности существует определенная корреляция: чем выше приспособление и охрана зародыша от гибели, тем ниже коэффициент смертности. Эта закономерность показана при помощи корреляционных таблиц для рыб, рептилий и млекопитающих.

Отсюда следует вывод, что форма и активность борьбы за существование менялись в течение эволюции в связи с разными направлениями морфофизиологического прогресса. Удастся установить некоторую закономерность: чем выше морфофизиологический уровень группы животных, тем ниже коэффициент гибели и меньше количество производимых детенышей.

Эти закономерности, полученные путем сравнительного анализа изменения популяции современных животных, дают возможность объяснить смены прогрессивного и идиоадаптивного периодов в филогенезе рептилий и млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги обзору работ, проведенных в лаборатории эволюционной морфологии за последние годы, можно констатировать, что на базе работы акад. А. Н. Северцова Сектор эволюционной морфологии развернул ряд новых направлений. Помимо основных отделов

продолжающих изучение онтогенеза и филогенеза позвоночных животных, нужно отметить развитие отдела эволюционной морфологии беспозвоночных животных, отдела функциональной морфологии, изучающего факторы индивидуального развития, отдела эволюционной биологии, изучающего борьбу за существование, как фактор эволюции, отдела эволюции домашних животных. Однако круг вопросов, разрабатываемых в настоящее время, является еще недостаточно полным.

Здесь был намечен целый ряд весьма важных проблем, которые в настоящее время лишь начаты и которые имеют большое не только теоретическое, но и практическое значение. В современной биологии громадное значение имеет проблема формы и функции. В эволюционной морфологии эта проблема частично затронута в учении о принципах или типах филогенетических изменений органов, но еще весьма не полно. Проблема филогенеза мелких таксономических групп (родов, видов, рыб) позволила углубить наше представление о закономерностях исторического развития этих организмов, тогда как до сего времени изучались преимущественно крупные группы (отряды, классы).

Изучение филогенеза и онтогенеза мелких таксономических групп поможет отраслевым промысловым институтам вскрыть качественную экологическую специфику форм, что без изучения филогенезов затруднительно, а иногда и невозможно.

Знание экологической специфики видов позволяет использовать их экологические особенности для добычи рыбного сырья при неизменных условиях водоема, предвидеть изменения этих условий при реконструкции фауны и мест обитания (рек, озер и т. д.).

Таким образом, эти филогенетические исследования стремятся создать теоретическую основу для работ отраслевых институтов, чтобы связать свои теоретические достижения с практикой.

Проблема эволюции онтогенеза, поставленная отделами онтогенеза и функциональной морфологии и разрабатываемая как морфологическим, так и экспериментальным методом, ставит своей задачей наметить путь к созданию теории индивидуального развития, в которой так нуждается практика животноводства и медицины.

Изучение эволюции онтогенеза близких групп дает возможность вскрыть специфичность отдельных этапов индивидуальной жизни организма в связи с различием экологических условий на разных этапах развития, а также вскрыть ведущие морфогенетические факторы, действующие на определенных этапах онтогенеза.

Вскрытие специфичности отдельных этапов индивидуального развития позволяет установить закономерности онтогенеза и продвинуть этим теорию филэмбриогенезов с эволюции признаков взрослых животных на эволюцию отдельных стадий индивидуального развития.

Изучение эволюции онтогенеза животных, играющих роль в народном хозяйстве, чрезвычайно важно в животноводстве при селекции и разведении новых пород, а также в рыбной промышленности, ибо может дать возможность управлять развитием животных в нужном для состроительства направлении.

Работы Института по отделу эволюционной биологии по разработке одной из основных проблем дарвинизма, борьбы за существование, позволяют связать филогенез позвоночных с их экологией.

Установленные С. А. Северцовым коэффициенты гибели в борьбе за существование различных видов, кривые смертности и методы их построения, наконец составленные им корреляционные таблицы видовой долговечности и плодовитости позвоночных устанавливают строгие, специфичные для каждой систематической группы, количественные закономерности, управляющие размножением и гибелью особей (динамикой населения).

Тем самым теоретические исследования отдела имеют непосредственное применение в практике: в области охотничьего хозяйства, рыбного промысла и борьбы с грызунами, вредителями сельскохозяйственных культур, т. е. всюду, где для повышения товарного выхода, для планирования заготовок пушнины, для подавления массовых размножений вредителей необходимо знание коэффициентов рождаемости, смертности, причин гибели, периодичности размножения и других закономерностей динамики населения.

Работы отдела эволюционной морфологии домашних животных по разработке проблем в области изучения эволюции и наследственности доместикационных признаков могут дать наиболее ценный материал для зоотехнической науки. Это вытекает из того, что здесь:

- 1) отражена комплексность эволюционной морфологии и генетики в проблемах онтогенетического развития признаков домашних животных;

- 2) отражено изучение фенотипической изменчивости внешних и внутренних органов, имеющих значение в животноводческом производстве, как в смысле интерьера взрослых, так и самого процесса развития;

- 3) выполнена работа, имеющая методический характер по массовому изучению комплекции разводимых животных, что дает возможность выявления видовой и расовой комплекции в задаче селекционного планирования.

Однако эти работы еще не достаточны, в дальнейшем предстоит ряд важных задач. Сюда относятся:

Во-первых, исследование развития важнейших сельскохозяйственных животных и создание «нормальных таблиц» по утробному развитию; во-вторых, более подробный индивидуальный анализ интерь-

ера взрослых форм, особенно из основных плановых пород, и, наконец, установление более тесной связи с зоотехнией и с ее теоретическими запросами.

Таким образом, несмотря на теоретический характер проблем, разрабатываемых в эволюционной морфологии, намечается конкретная возможность связать теоретические достижения с практикой народного хозяйства.

Правда, в этом отношении эволюционными морфологами сделано еще мало. С одной стороны, здесь приходится отметить некоторый отрыв эволюционных морфологов от конкретных практических вопросов, с другой стороны, нужно подчеркнуть недостаточную разработку вопросов эволюции смежными дисциплинами. Отсюда возникает совершенно реальная необходимость комплексирования работ и привлечения к разработке изучения эволюционного процесса других научных отраслей, а именно экологии, механики или динамики развития, физиологии животных, генетики, систематики и др.

Только дружной, совместной работой различных теоретиков биологии и практиков по вопросам, имеющим применение в практике нашего народного хозяйства, советская биология сможет поставить силы природы на службу социалистическому строительству.

Институт эволюционной морфологии и палеозоологии
имени акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Е. Г., Труды Лаборатории генетики Академии Наук СССР, стр. 263—311, 1933.
2. Андреева Е. Г., Труды Научно-исследовательского института гибридизации и акклиматизации сельскохозяйственных животных, Аскания Нова, т. II, 1935.
3. Beer G. de, Embryology and Evolution, Oxford, 1930.
4. Боголюбский С. Н., Русский зоологический журнал, т. X, вып. 1, стр. 1—92, 1930.
5. Боголюбский С. Н., Труды Лаборатории эволюционной морфологии Академии Наук СССР (ЛЭМ), т. II, вып. 2, стр. 5—117, 1934.
6. Боголюбский С. Н., Труды ЛЭМ, т. II, вып. 2, 1934.
7. Боголюбский С. Н., Труды Научно-исследовательского института гибридизации и акклиматизации сельскохозяйственных животных, Аскания Нова, т. I, 1935.
8. Боголюбский С. Н., Известия ОИЕН Академии Наук СССР, 1936.
9. Brandt, Die biologische Anatomie, 1934.
10. Васнецов В. В., Труды ЛЭМ, т. II, вып. 1, стр. 5—83, 1934.
11. Васнецов В. В., Труды ЛЭМ, т. II, вып. 3, 1935.
12. Bolk L., Göppert E., Kallius E., Lubosch W., Handbuch d. Vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. I, 1931.
13. Holmgren N., On the Origin of the Tetrapod Limb, Acta Zoologica, v. XIV, 1933.

14. Holmgren N. und Stensio E., Handbuch d. Vergl. Anat. d. Wirbeltiere L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, Bd. IV, 1936.
15. Garstang, Journ. of the Linn. Soc. of London, 1923.
16. Дистер Н. Н., Морфология кожных органов чувств акул. (Не напечатано.)
17. Дружинин А. Н., Труды ЛЭМ, т. I, вып. 1, 1933.
18. Дружинин А. Н., Материалы по происхождению и эволюции конечностей *Tetrapoda*. (Не напечатано.)
19. Emelianov S. W., Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 60, H. 2, 1935.
20. Emelianov S. W., Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 62, H. 2, 1936.
21. Крыжановский С. Г., О принципах рекапитуляций. (Не напечатано.)
22. Matveiev B., Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 51, S. 463—534, 1929.
23. Матвеев Б. С., Коррелятивная зависимость развития черепа и других органов чувств. Доклады АН. (В печати.) 1936.
24. Матвеев Б. С., О типах эмбриональных приспособлений рыб к пелагическому образу жизни. (Не напечатано.)
25. Maschkowzeff A., Zool. Jahrb., Abt. Anat., I Teil, Bd. 48, S. 201, 1926.
26. Maschkowzeff A., Zool. Jahrb., Abt. Anat., I Teil, Bd. 59, H. 1, S. 1—68, 1934. II Teil, Bd. 59, H. 3, S. 201—275, 1935.
27. Машковцев А. А., Труды ЛЭМ, т. II, вып. 3, 1935.
28. Машковцев А. А., Труды ЛЭМ, т. II, вып. 3, 1935.
29. Машковцев А. А., Успехи современной биологии, т. IV, вып. 3, 1935.
30. Mehnert E., Kainogenesis, Jena, 1897.
31. Mehnert E., Biomechanik, Jena, 1898.
32. Meyer A., Logik der Morphologie, Berlin, 1926.
33. Мюллер Ф., За Дарвина, 1864. (Перевод Н. Ежикова, 1934.)
34. Naef A., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte, Jena, 1917.
35. Plate L., Vererbungslehre, 1934.
36. Рындзюнский А. Г., Развитие мнотомов рыб. (Не напечатано.)
37. Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Киев, 1912; Берлин, 1922.
38. Sewertzoff A., Über die Beziehungen zwischen der Ontogenese und Phylogenese der Tiere, Jena, Zeitschr., Bd. 63, 1927.
39. Sewertzoff A., Die Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution G. Fischer, Jena, 1931.
40. Sewertzoff A., Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 58, H. 3, S. 415—500, 1934.
41. Северцов А. Н., Социалистическая реконструкция науки, № 3, 1934.
42. Sewertzoff S., On the Dynamics of Populations of Vertebrates, Quarterly Review of Biology, v. 9, № 4, 1934.
43. Северцов С. А., Зоологический журнал, т. XIV, вып. 2, стр. 371, 1935.
44. Терентьева А. А., Развитие шерстного покрова курдючной овцы. (Не напечатано.)
45. Franz V., Ontogenie und Phylogenie. Abt. z. Theorie d. org. Entw., Berlin, 1927.
46. Шмальгаузен И. И., Основы сравнительной анатомии позвоночных, 2-е изд., 1935.

**B. S. MATVEIEV. DIE GEGENWÄRTIGEN AUFGABEN DER
EVOLUTIONSMORPHOLOGIE****ZUSAMMENFASSUNG**

1. Der gegenwärtige Stand der Morphologie wird durch das Vorherrschen einer grossen Zahl von Arbeiten beschreibender Natur charakterisiert, die untergeordnete Fragen der speziellen Morphologie einzelner Lebewesen behandeln. Andererseits rief die Unzufriedenheit mit der formalen phylogenetischen Richtung in der Morphologie den Aufbau einer typologischen und idealistischen Morphologie hervor, die die Morphologie in eine methodologische Sackgasse geführt hat.

2. Eine neue Etappe in der Entwicklung der Evolutionsmorphologie finden wir in den Feststellungen des Akad. A. N. Sewertzoff, die durch folgende Momente zu charakterisieren sind: a) Aufdeckung methodologischer Fehler E. Haeckels in der Auffassung der Embryologie als Methode zur Erforschung des Evolutionsprozesses; b) Begründung einer Theorie der Phyllobryogenesen als Theorie, die erklärt, wie und wann die phylogenetischen Struktur- und Funktionsänderungen im Laufe des individuellen Lebens des Organismus auftreten, und wie sie sich im Prozess der Artbildung widerspiegeln; c) Begründung einer morphobiologischen Theorie der Evolutionsbahnen, die die Hauptrichtungen des biologischen Fortschrittes festlegt (der Aromorphose, der Idioadaptation, der Zenogenese und Degeneration), das Problem der Beziehungen zwischen Form und Funktion hervorhebt (Prinzipien oder Typen der phylogenetischen Veränderungen der Organe) und die phyletischen Korrelationen und Koordinationen als eine besondere Frage der Wechselbeziehungen der Organe behandelt.

3. Die Aufgabe des Instituts für Evolutionsmorphologie und Paläozoologie besteht in der weiteren Ausarbeitung der morphologischen Gesetzmässigkeiten der Evolution auf der Basis phylogenetischer Untersuchungen, wobei als Endziel die bewusste Beeinflussung des Evolutionsprozesses für die Bedürfniss der Menschheit steht. Gegenwärtig wird die Arbeit in zwei Richtungen geführt: Erforschung der Gesetzmässigkeiten der Ontogenese und Phylogenese — und Ausarbeitung einer morphobiologischen Theorie der Evolutionswege mittels der Methode des dreifachen Parallelismus (vergleichende Anatomie, Embryologie und Paläozoologie).

4. Den Morphologen, die die Phylogenese der Gruppen untersuchen stehen folgende Probleme bevor: a) Überprüfung der Phylogenese der Gruppen und Organe, da die Konstruktionen der Phylogenetiker auf der Basis, dass die Ontogenese nur eine Widerspiegelung der Phylogenese sei, mechanistisch sind; b) Zergliederung der Aufeinanderfolge der Organbildungen im Zusammenhang mit den verschiedenen Typen der phylogenetischen Organveränderungen; c) Lösung des Problems

der Phylogenese der kleinen systematischen Gruppen als nahe verwandter Gruppen unter Berücksichtigung der verschiedenen ökologischen Bedingungen.

5. Den Embryologen steht die Aufgabe bevor, das Problem der Evolution der Ontogenese zu lösen, denn die Phylogenese ist die konsequente Gesamtheit der verwandten Ontogenesen; sie bringt die Evolution der Ontogenesen und nicht nur ihre Endphasen zum Ausdruck. Hieraus entspringt die Notwendigkeit der Umwertung der Grundbegriffe, wie: Palingenese, Cenogenese, Rekapitulation, als auch die Analyse der embryonalen Anpassungen und Reduktionstypen der Organe.

Die zweite Aufgabe der Embryologen ist das Problem der Ontogenese der systematischen Merkmale zum Zwecke der Bestimmung des Prozesses der Divergenz der Merkmale in der Ontogenese und der Festlegung der Spezifität der einzelnen Etappen in der Ontogenese.

6. Die morphologische Erforschung der Gesetzmässigkeiten der Ontogenese und Phylogenese lässt die Entwicklungsfaktoren unberührt; hieraus entspringt die Notwendigkeit einer Anwendung der experimentellen Untersuchungsmethoden zur Aufklärung der Bedeutung der exogenen und endogenen Faktoren der ontogenetischen Entwicklung bei der progressiven und regressiven Evolution der Tiere. Gegenwärtig steht folgende Aufgabe zur Erforschung: a) Die Rolle der Funktion (Schwächung oder Ausfall) als eines morphogenetischen Faktors in der progressiven und regressiven Evolution auseinanderzusetzen; b) Verfolgung der Korrelation zwischen den sich entwickelnden Organen vom Standpunkte eines möglichen Ersatzes der abhängigen Entwicklung durch eine unabhängige; c) Auseinandersetzung der Frage über die Mechanik der Verschiebung morphogenetischer Prozesse der ontogenetischen Entwicklung in der Phylogenese von späteren Stadien der Ontogenese in frühe Stadien und die Aufklärung der Bedeutung dieser Verschiebungen in der Phylogenese; d) Aufklärung des Einflusses der endogenen und exogenen Faktoren der individuellen Entwicklung und des Einflusses der ökologischen Konstitution der Formen, die unter verschiedenen ökologischen Bedingungen leben.

7. Die besonderen Evolutionsbedingungen der Haustiere als einer Gruppe, die sich unter dem Einflusse des Menschen entwickelt, bilden eine Aufgabe der Evolutionsmorphologie der Haustiere. Vor allem ist eine morphologische Analyse der Domestikationsveränderungen in der rezenten und der fossilen Haustiere und ihrer Hybriden im Vergleich zu den Wildtieren notwendig, wie auch die Analyse der konstitutionellen Veränderungen bei der Anpassung an die häuslichen Bedingungen. Hiermit im Zusammenhang steht die Frage über die Analyse der homologen Reihen und der Parallelismen innerhalb der verschiedenen Gruppen der Haustiere.

Als zweite Aufgabe erscheint die Ontogenese der bei der Hauszucht eingetretenen Veränderungen der Merkmale der Haustiere, was für die Praxis der Haustierzucht notwendig ist.

8. Die Erforschung der Bevölkerungsdynamik im grossen gestattet solche Gesetzmässigkeiten des Evolutionsprozesses aufzuklären, welche bei der Erforschung der einzelnen Vertreter der Tiergruppen nicht beachtet werden können. Vergleichende Untersuchungen der Bevölkerungsdynamik der wilden Nutzarten in ihrer natürlichen Umgebung klären ihre Fruchtbarkeit, Lebensdauer und den Sterblichkeitskoeffizienten in Abhängigkeit vom Lebensalter auf, was ermöglicht, die Rolle des Kampfs ums Dasein als Evolutionsfaktor zu bestimmen. Die Analyse dieser ökologischen Momente, die die Artdynamik bestimmen, erklärt die Bedeutung der morphophysiologischen Prozesse für die Phylogenese der Wirbeltiere.

9. Die Aufstellung morphologischer Gesetzmässigkeiten der Evolution ist nur unter Anwendung einer breit angelegten vergleichenden Methode mit vollkommen festgelegter Auswahl der Untersuchungsobjekte möglich. Dadurch wird eine gewisse Trennung der Evolutionsmorphologie — einer theoretischen Wissenschaft — von der volkswirtschaftlichen Praxis bedingt.

10. Jedoch sind völlig reale Möglichkeiten dafür vorhanden, die Ergebnisse der Evolutionsmorphologie für die praktischen Zwecke des sozialistischen Aufbaus auszuwerten. Die Praxis der Fischereiwirtschaft benötigt genaue Kenntnisse über die Besonderheiten der einzelnen Etappen der individuellen Entwicklung der Fische, was ohne Erforschung der Gesetze der Ontogenese und Phylogenese der Fische unmöglich ist.

Das Problem der Züchtung und Hybridisierung in der Viehzucht erfordert ebenfalls Kenntnisse über die Spezifität der einzelnen Etappen der individuellen Entwicklung.

Und schliesslich ist die Erforschung der Bevölkerungsgesetze der Nutztiere ein notwendiges Glied für die Praxis der Jagdwirtschaft und Tierfang.

*Эта работа посвящается моему отцу и
учителю академику Алексею Николаевичу
Северцову в день его семидесятилетия*

24 сентября 1936 г.

С. А. СЕВЕРЦОВ

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС И БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Статья содержит краткое изложение исследований автора в области эволюционной биологии. При рассмотрении вопроса о соотношениях организма и среды различаются физиологические отношения от отношений борьбы за существование. На примере морского котика и мышевидных грызунов вскрываются закономерности динамики населения этих форм, отношения хищника и жертвы, устанавливается функциональная зависимость между плодовитостью и долговечностью животных и значение этих факторов для динамики населения. Путем сравнения изменений плодовитости и долговечности форм в четырех классах позвоночных выводится количественный эволюционный закон. Полученные данные сопоставляются с филогенезом млекопитающих и выясняется значение ароморфозов, идиоадаптаций и эмбриональных приспособлений для дальнейшей эволюции группы.

Введение

Настоящая статья представляет первую попытку подытожить и обобщить результаты работ, которые я веду уже ряд лет. В опубликованных до сих пор работах я рассматривал частные проблемы, воздерживаясь от эволюционных выводов. Естественно, я не могу обосновывать каждое отдельное положение так подробно, как это по существу необходимо, и принужден ограничиться немногими примерами, поясняющими основной ход мысли.

Мои исследования объединяют две области, которые разрабатывались до сих пор независимо друг от друга; я говорю о филогенетике и экологии. Путь к объединению этих дисциплин намечен морфобиологической теорией акад. А. Н. Северцова.

В основе этой теории лежат обширные исследования по филогенезу позвоночных, которые показали, что эволюция форм носит приспособительный характер и развитие новых приспособлений связано с изменением внешней среды. Морфофизиологические из-

менения организмов могут идти как в прогрессивном, так и в регрессивном направлении, когда строение упрощается и органы редуцируются,— и на том и на другом пути достигается биологический прогресс.

Таким образом, эта теория вводит различие между морфологическими и биологическими прогрессом и регрессом. Биологический прогресс — победа в борьбе за существование — выражается в увеличении численности особей, расширении ареала, занятого группой, образовании новых (дочерних) систематических единиц и является результатом морфофизиологических изменений в филогенезе. Биологический регресс выражается в уменьшении числа особей, сокращении ареалов, уменьшении числа подчиненных таксономических групп и в конечном счете ведет к вымиранию. Таким образом, намечается связь между экологией видов и их морфогенезом. Зависимость между морфофизиологическим и биологическим прогрессом совершенно иного порядка, чем между формой и функцией органов. Она связывает причинной зависимостью численность населения, в котором протекает борьба за существование, и морфофизиологические изменения организма.

Эта чисто дарвиновская постановка вопроса является совершенно новой для морфологии. Дарвин поставил три основных проблемы: 1) проблему материала или, как теперь говорят, факторов эволюционного процесса (это проблема появления нового признака и его передачи от предков потомкам); 2) проблему отношений организма и среды, во взаимодействии которых совершается процесс эволюции, и, наконец, 3) проблему филогенеза, т. е. восстановления действительного хода эволюционного процесса.

Совершенно очевидно, что невозможно познать закономерности любого природного процесса, не зная, как он протекает в действительности. Отсюда необходимость детального изучения исторического хода эволюции. Не менее важны и две других проблемы, но мы можем временно оставить в стороне проблему наследственности, приняв, что существуют наследственные мутационные изменения, возникающие спонтанно или под воздействием внешних факторов, которые могут захватывать любую систему органов, и обратить внимание на вторую проблему Дарвина — проблему отношений организма и окружающей среды.

Мы должны прежде всего различить отношения «физиологические» от отношений борьбы за существование.

Для домашнего животного, которому человек доставляет пищу и которого охраняет от хищников, эти моменты борьбы за существование снимаются, но физиологические отношения к пище остаются.

Физиологические моменты определяют жизненные отправления организмов. Усвоение вещества из внешней среды, питание, дыха-

ние, восприятия и реакции на внешние раздражения требуют определенного аппарата и протекают в тесном взаимодействии с внешней средой. Изменения физико-химических факторов, в том числе и изменения питания, отражаются на строении и функции органов. Под влиянием измененных внешних условий процессы индивидуального развития могут идти по-иному и привести к резкому изменению строения животного или растения.

Форма и функция неотделимы друг от друга; с изменением морфологического строения меняется функция, с изменением функции обычно меняется и строение. Механизм передачи признаков по наследству можно также отнести без особой натяжки к физиологии. Физиологические отношения мы должны противопоставить отношениям борьбы за существование. Это тоже отношения организма и среды, отношения, открытые Дарвином и до него не известные. Они существуют наряду с физиологическими. Если изменение физиологических воздействий среды отражается на строении органа, повышая или понижая его функцию и тем влияя положительно или отрицательно на его жизнеспособность, то изменение отношений борьбы за существование вызывает соответствующие изменения приспособлений организма, в противном случае вид вымирает. Приспособление — адаптация — это реакция вида на отношения борьбы за существование.

Поясним сказанное примером.

Некоторые мелкие птички не могут оставаться без пищи больше 12 часов подряд. Пока они живут в южных широтах, это физиологическое обстоятельство не имеет значения в борьбе за жизнь. Но если вид проникает в зону долгой ночи, то возникают новые отношения борьбы за существование. Физиология вида должна измениться, или он не сможет удержаться в этой зоне. Мы знаем, что из форм, заселяющих север летом, одни улетают на юг с наступлением холодов, как многие птицы, другие впадают в спячку, как рептилии, третьи выработали морфофизиологические приспособления, позволяющие им не страдать от холода и добывать пищу полярной ночью, как это делают полярная сова, северный олень или лемминг. Физиология животных, проблемы наследственности, изменчивости и филогенеза усиленно разрабатывались, и только краеугольному камню дарвинизма — борьбе за существование — до самых последних лет не посвящалось специальных исследований.

В «Происхождении видов» у Дарвина есть следующее замечание: «Ничего не может быть легче, как признать на словах истинность этой всеобщей борьбы за жизнь, и ничего не может быть труднее, — я испытал это на себе, — как не упускать никогда из вида этого заключения, и тем не менее, пока оно не вкоренится в нашем уме, вся экономия природы, со всеми сюда относящимися явлениями

распределения редкости, изобилия, вымирания и изменчивости, будет представляться нам как бы в тумане или будет совершенно неверно нами понята».

Это замечание оказалось правильным не только для отдельных исследователей, но и для целых направлений научной мысли конца XIX и начала XX века.

Реальные отношения борьбы за существование в природе постоянно выпадали из кругозора эволюционистов, теории строились, совершенно не приемлемые для всякого, кто вдумывался в соответствующие главы «Происхождения видов». Одни авторы, как например Вэйсман, доказывали всемогущество естественного отбора, другие ограничивали его роль образованием мелких групп, а возникновение высших систематических единиц относили за счет особых внутренних причин; некоторые целиком отвергали роль естественного отбора. О борьбе за жизнь почти не говорилось, потому что не было соответствующих исследований. До недавнего времени о ней ничего не было известно кроме того, что написал Дарвин.

Новые факты появились только с развитием современной экологии. Чисто хозяйственные интересы — стремление овладеть дикой фауной и флорой на пользу человека — потребовали исследования причин, определяющих численность животных, явлений роста населения, рождаемости и смертности диких видов. Раньше всего это направление развилось у ботаников.

В работах Морозова или Сукачева мы найдем блестящее описание борьбы за существование в лесу, когда растущие деревья, конкурируя за солнечный свет, влагу и почву, вытесняют более слабые особи.

Очень интересные данные мы можем найти в работах организаций по защите растений, ведущих борьбу с вредителями сельского хозяйства, противочумных комиссий, изучающих экологию грызунов — распространителей заразы, в работах охотоведов и ихтиологов-промысловиков.

К сожалению, эти исследования носят чисто эмпирический характер и не рассматривают значений изучаемых явлений для эволюции. Оторванность этих исследований от эволюционного учения настолько велика, что проф. Кашкаров в своей известной книге «Среда и сообщество» мог написать, что со времен Дарвина материал по борьбе за существование не собирался, и мы о ней ничего не знаем.

За последние годы однако появилось несколько работ математиков Лотка, Вольтерра и др. Наибольшую известность получили работы Вольтерра, который чисто математически исследовал изменения численности населения двух или многих видов, связанных отношениями хищника и жертвы. Исходя из очень простых предполо-

жений, он пришел к чрезвычайно важным теоретическим выводам. Повод к этим работам дал чисто практический вопрос, возникший в 1919/20 г., когда при возобновлении прерванной войной рыбной ловли в Адриатическом море обнаружилось значительное увеличение численности рыб, причем особенно повысилась численность хищных рыб. Вольтерра объяснил это явление взаимодействием между хищником и жертвой. В своем математическом анализе он исходил из предположения, что хищник размножается непрерывно и в меру роста численности добычи растет и его численность. Когда он размножится, то начинает усиленно истреблять добычу, ее численность падает, что вызывает гибель хищников от голода; их гибель позволяет вновь размножаться мирным рыбам. Пользуясь этим, хищники опять размножаются, и процесс повторяется.

Таким образом, по Вольтерра существуют альтернативные колебания численности хищника и жертвы, вызванные только отношениями этих двух видов между собой. Если оба вида вылавливаются человеком в равной мере, то их взаимоотношения, как доказывает Вольтерра, должны привести именно к тем изменениям численности, которые наблюдались в природе. Теория Вольтерра отличается от взглядов, развиваемых современными биологами, своей определенностью, ясностью и широтой. Это — первая настоящая теория борьбы за существование между хищником и жертвой. Этим она выгодно отличается от взглядов, может быть, более правильных, но неопределенных, описывающих отдельные случаи колебаний численности животных.

Следует отметить еще работы Гаузе, как попытку экспериментально проверить законы Вольтерра. Помещая в питательный настой хищных и мирных инфузорий, а затем наблюдая их отношения, Гаузе показал, что в некоторых случаях теория Вольтерра оправдывается опытом, но в большинстве других незатухающих флуктуаций не возникает, и хищники уничтожают жертву, а затем и сами погибают. В одних случаях это зависело от способа нападения хищника, следовательно от его адаптаций, в других — от условий среды и наличия или отсутствия в пробирке убежищ, в которых может скрыться жертва, и ряда других условий. В одной из моих работ¹ я исследовал проблему Вольтерра для позвоночных и пришел к выводу, что в этом случае альтернативных колебаний, вызванных только отношениями хищника и жертвы, не бывает.

Изменения численности хищных и мирных рыб в Адриатическом море объясняются иначе, чем полагал Вольтерра, который не при-

¹ «О численных взаимоотношениях хищных и растительноядных позвоночных». Юбилейный сборник имени акад. А. Н. Северцова, Труды Института эволюционной морфологии и палеозоологии имени акад. А. Н. Северцова, 1936.

нял во внимание явлений индивидуального развития. Молодежь менее стойка, чем взрослые, и вид состоит как бы из двух переходящих друг в друга популяций. Этот момент не был принят во внимание Вольтерра. Его теория однако справедлива во всех случаях, когда биологические отношения в точности соответствуют формулированным им предпосылкам, и если считать, что паразиты — возбудители заразных болезней — есть хищники, то отношения между ними и позвоночными приводят к колебаниям, которые протекают по законам Вольтерра.

Появившиеся за последнее время исследования по борьбе за существование имеют большой интерес, но они исходят из положения, что коэффициенты защиты и нападения видов остаются неизменными. Между тем филогенетические исследования показывают, что в течение эволюции способности хищника находить добычу, а добычи спастись от хищника, падали и возрастали. Таким образом, эволюционная постансвка в них отсутствует, и без дальнейших исследований применить их построения для разрешения эволюционных вопросов нельзя.

Мы можем указать, что бесспорно только одно положение, которое установлено Вольтерра и экспериментально подтверждено Гаузе.

Вольтерра анализирует математически случай, когда два или несколько видов питаются одной и той же пищей и таким образом конкурируют между собой. Он показывает, что оба вида при этих условиях могут сохраниться, только если они во всех отношениях равносильны. Такой случай совершенно невероятен. Поскольку один вид всегда будет лучше адаптирован, чем другой, то этот вид неизбежно вытеснит соперника. Положение Вольтерра, постулируя неизбежность вымирания слабейшего, тем самым заставляет сделать вывод, что существующие в природе совместно виды не являются конкурентами, хотя многие и питаются одинаковой пищей. Каждый из них занимает различную «нишу». Эти ниши, может быть, частично налегают, но не совпадают друг с другом. Важность этого вывода для правильного понимания борьбы за существование очень велика. Он в весьма сильной степени изменяет привычные взгляды, и многие факты акклиматизации плацентарных млекопитающих в Австралии и Новой Зеландии, а также сведения о питании животных подтверждают этот вывод.

Обычно биолог, наблюдая условия существования животных, имеет дело с единичной особью, между тем борьба за существование протекает в «поселении», т. е. некотором множестве особей.

Чтобы представить себе явления борьбы за существование в сообществе, необходимо знать статистику населения. Эти данные в настоящее время имеются только для промысловых видов. Для практика на первом плане стоит вопрос о численности животных.

Самый ценный промысловый вид, как и самый прожорливый вредитель, не имеют хозяйственного значения, если встречаются единично. Материалом для моих исследований послужила статистика охотничьих хозяйств, которые хотя и не задавались научными целями, но проводили учеты, желая знать количество дичи для определения норм добычи.

Другим источником сведений являются отчеты заготовок и торговли пушниной и дичью. Пользоваться этими отчетами следует осторожно, но они все же ясно показывают значительные флуктуации численности зверей и птиц, зависящие от природных, а не экономических причин. Частично мною использованы отдельные данные, опубликованные за последние годы разными авторами в виде заметок в охотничьих журналах, отмечающие обилие или бедность дичи в том или ином районе в разные годы, но это еще менее точный материал. Наконец, за последнее время организации по борьбе с вредителями начали проводить наблюдения над размножением грызунов, но эти работы пока не дают возможности проследить изменение численности во времени с желательной полнотой.

Однако, сопоставляя все эти разнородные данные, можно уловить основные закономерности движения населения и оценить роль различных моментов борьбы за существование. Мы можем формулировать эти закономерности в настоящее время следующим образом. Комплекс приспособлений вида к условиям среды определяет коэффициенты смертности и изменяется в течение эволюции. Соответственно этим изменениям меняется плодовитость вида. Смертность и плодовитость связаны определенным соотношением, и можно установить количественный закон их изменений. Мы не можем, конечно, наблюдать этих явлений непосредственно у ископаемых животных, но, пользуясь сравнительным методом, возможно сделать ряд достаточно обоснованных выводов, позволяющих совершенно по-новому объяснить некоторые основные этапы эволюции позвоночных, в особенности млекопитающих, которые нам лучше известны.

Данные, которыми мы в настоящее время располагаем, собирались не для научных целей и во многих отношениях не дают полной картины явлений.

Поэтому совершенной необходимостью является организация специальных научных работ, лучше всего в заповедниках, где сохраняется неизменность условий и легче могут быть организованы комплексные исследования. Такие исследования позволяют выяснить ход размножения, возрастную смертность, интенсивность эпизоотий и стихийных депрессий и многие другие вопросы, для которых мы не имеем точных данных в настоящее время.

Организация этих исследований, имеющих не только теоретическое, но и огромное практическое значение для всех отраслей на-

родного хозяйства, которые заинтересованы в познании законов, управляющих численностью животных, — является неотложной задачей Академии Наук СССР.

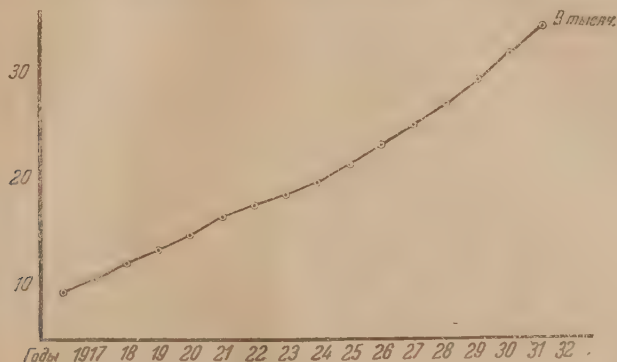
Глава I

Борьба за существование

Морфолог, изучая строение органов и их функции, оценивает их как приспособления. Но он не может судить об их значении для эволюции, пока остается неизвестным, как отражается наличие этих приспособлений на процессах движения населения по сравнению с формами, у которых таких приспособлений нет. Отсюда вытекает необходимость исследования динамики населения, определения коэффициентов элиминации и причин гибели как взрослых особей, так и молодняка. Мы рассмотрим динамику населения на примере морского котика *Callorhinus alascanus*. Статистика аляскинского котика является, пожалуй, наиболее точной, охватывая большой период времени, и относится к очень многочисленной однородной популяции. Морской котик разделяется на три вида: аляскинский, командорский и курильский, занимающие разные ареалы обитания. Каждый вид обладает своими лежбищами в период размножения, своими путями миграции и не сообщается с другими видами. Котик — важный промысловый зверь Тихого океана. К концу прошлого века беспорядочно-хищнический промысел сильно снизил численность котиков, и тогда Америка, Япония и Россия заключили соглашение об урегулировании промысла. Особенно энергично проводилась охрана и изучение биологии аляскинского котика; были установлены нормы убоя и точный учет поголовья. Командорские котики мигрируют около Японских островов, и японцы бьют их в море, поэтому трудно установить процент естественной смертности зверя. Аляскинское стадо шьет вдоль берегов Аляски к Калифорнии, и на этом пути охраняется американскими сторожевыми судами. Отстрел производится только на берегу, и поэтому убыль котиков за год, устанавливаемая ежегодными учетами, дает точную цифру убоя и естественной смертности. Учеты котиков начаты в 1912 г. С 1912 по 1917 г. был объявлен запуск, и котиков не били вовсе. Затем была установлена такая норма убоя, при которой стадо продолжало расти. Перед запуском насчитывали 215 738 голов, а в 1932 г. — 1 219 961.

Морской котик — пелагическое животное, питающееся рыбой. К берегу приплывает только для спаривания и рождения детенышей. Самцы приплывают в мае, самки в июне. Котики полигамны, и взрослые самцы («секачи») собирают около себя гарем из 30—50 самок. Каждый секач защищает их от попыток других секачей

овладеть ими. Самки спариваются двух лет и ролят трех лет от роду (беременность длится 11 месяцев). Самцы достигают половой зрелости трех лет от роду, но спариваются только в 6—7-летнем возрасте, когда достигнут полной силы и могут выдержать бой за самку. Охраняя гаремы, самцы два месяца не сходят в воду и не едят. Самки же, оставляя детеныша на берегу, уплывают на кормежку за 100—200 км от берега. Ежегодно в августе администрации промысла производит подсчет котиков. Для этого котики партиями прогоняются между счетчиками. Когда партия освобождает место, то особые наблюдатели подсчитывают случайно оставшихся



Фиг. 1. Кривая роста населения морских котиков прибыловского стада *Callorhinus alascensis*. Показан только рост числа самок, которые не используются промыслом

на месте молодых и собирают трупы погибших для исследований. Кроме того подсчитывается число гаремов и число неполовозрелых самцов. Отстреливаются только самцы 3—4-летнего возраста. Самок не забивают. В 1929 г. был установлен нормальный возрастной состав стада самцов и такое численное соотношение полов, при котором на одного гаремного секача приходилось 38.6—38.4 самки.

Движение населения котикового стада иллюстрировано кривой роста числа самок, которые промыслом не используются (фиг. 1).

Мы видим, что кривая идет чрезвычайно плавно, но можно заметить, что с 1912 по 1919 г. прирост несколько выше, в среднем 10.2 в год, с 1920 по 1925 г. он падает до 7.6, с 1925 г. опять повышается до 8.6. Такая правильность прироста самок-производительниц, подсчитываемых по числу черных (новорожденных) котиков, указывает на огромную устойчивость коэффициентов смертности в борьбе за существование. Мы не приводим кривой самцов. Она сильно колеблется в связи с различной величиной добычи. Судя по постоянству процента годового прироста, без этого нарушающего обстоятельства она шла бы столь же правильно, как и кривая самок.

В 1898 г. впервые был сделан опыт клеймения молодых котиков каленым железом. На спине накладывалось тавро, которое делало шкурку негодной для промышленника. Этим способом думали прекратить морской хищнический промысел. В дальнейшем, когда была установлена охрана стада военными судами, клеймение продолжалось, но уже с целью установить естественную убыль поколения.

Зная численность каждого возраста, можно было определить и ход убыли. В 1929 г. было принято, что за первый год жизни на каждую сотню поворожденных погибает 40%. На втором году процент гибели снижается до 15% у самок и до 17.5% у самцов. За третий год погибает 12.5%, за четвертый год 10%.

До 1929 г. считалось, что за первый год жизни погибает 50%. Наша обработка статистики бюро рыболовства показала несколько более высокую цифру — не 10, а 12% смертности взрослых самок. Мы принимаем, что взрослых самок погибает в год 12—13% от наличного количества.

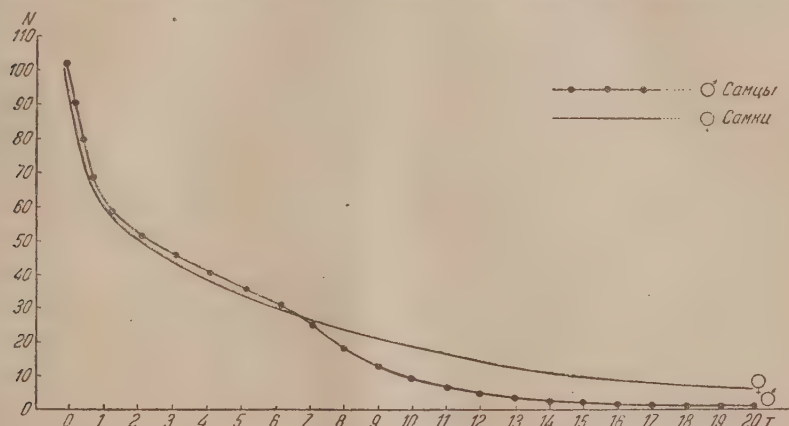
Гибель самцов идет иначе. При рождении число самцов на 2.5% выше числа самок. В первый год жизни смертность одинакова, но на третий год она на 2.5% выше, чем у самок. Таким образом, число самцов, повышенное при рождении, несколько выравнивается на втором году жизни. Затем норма убыли падает до нормы самок и держится на этом уровне до достижения 6-летнего возраста. Шестилетние самцы частично вступают в брачный возраст и бои за гаремы, что повышает их смертность до 20%, а к семи годам — до 30%. Наша обработка статистических данных и для самцов дает несколько более высокие цифры, чем указанные в отчетах аляскинского бюро рыболовства, потому что мы взяли средние за больший период. Некоторое расхождение объясняется и тем, что норма убоя определяется по росту, и в число трехгодовиков попадают как более крупные двухлетки, так и мелкие четырехлетки. Это дает колебание в смертности этих возрастов.

Мы иллюстрируем ход убыли поколения кривой (фиг. 2). Число новорожденных самок принято за 100, число новорожденных самцов за 102.5. Крутое падение кривой первого года дает 40% убыли, затем кривые разделяются. На третий год смертность самок делается постоянной, и поколение убывает на 12% в год.

Кривая числа самцов падает параллельно кривой самок до шестого года жизни, когда их смертность повышается до 20%, а затем до 30%. Соответственно падение кривой резко ускоряется. Анализируя эти кривые, можно сделать несколько важных биологических выводов. Смертность новорожденных котиков зависит от разных причин: часть придавливают самцы во время их драк за самку. На каменистых лежбищах, где детеныши могут спастись в проме-

жутках между камнями, смертность от этой причины ниже, чем на ровных песчаных лежбищах.

Значительный процент черных котиков гибнет от паразитов. Зародыши унцинарий (*Uncinnaria* sp.) живут в песке и прикрепляются к соскам двигающихся по лежбищу самок. При кормлении они попадают в кишечник детеныша и при сильном заражении вызывают их гибель. Когда котики переходят к водному образу жизни, они освобождаются от этих паразитов. Часть котиков гибнет при обучении плавать. Наконец, часть погибает от хищников во время зимней миграции. В общей сложности за год их число убывает на 40% от количества новорожденных, учтенных на лежбищах летом.



Фиг. 2. Кривая убыли поколения морского котика *Callorhinus alascanus*. Начальное число самок принято за 100, самцов — за 102.5

На вторую осень молодняк разделяется, и двухлетние самцы уплывают с самцами, которые всегда мигрируют отдельно от самок. Возможно, что это прекращение материнской заботы повышает на 2.5% гибель 2—3-летних холостяков. Повышение смертности самцов брачного возраста связывается с драками за гарем. По описаниям при этом не происходит убийства, но только ранения. Иногда у секача бывает вырван глаз или прокушены лапы. Эти раны, наряду с истощением во время брачного периода, удваивают смертность секачей. Причины гибели котиков в море мало известны. Часть гибнет от морских хищников, касаток (*Orca orca* L.), может быть крупных акул и различных случайностей.

Повышенный процент гибели взрослых самцов приобретает огромный научный интерес, если ее сопоставить с половым диморфизмом, свойственным котику.

Взрослая самка весит около 32 кг при длине тела 1.2 м. Самец-секач весит 160—170 кг при длине 1.8—2 м. Мы имеем все основа-

ния сказать, что разница на 18% смертности самцов против самок — это та элиминация, которая привела путем естественного или, лучше сказать, полового отбора к половому диморфизму.

Неизбежным следствием повышенной смертности самцов-производителей, как видно по ходу кривых, является разница в числе самцов и самок и полигамия.

Мы только для котиков имеем статистику, которая дает цифровой материал, характеризующий интенсивность отбора самцов по силе и мощностн. Но, по всей вероятности, у оленей и других зверей и птиц, где имеется полигамия и бои за самку, действуют те же факторы, которые приводят к более позднему созреванию самцов и половому диморфизму. Отметим и еще одно следствие. Продуктивность стада определяется числом плодущих самок. Если это число повышается относительно самцов, то очевидно плодовитость стада растет, хотя каждая самка продолжает приносить то же число детенышей. Мы видим, что у котиков должна была вторично повыситься плодовитость с развитием боев за самку. Наметившаяся некогда биологическая особенность — конкуренция самцов — привела к ряду последствий в области биологии и морфологии вида. Изменение форм борьбы за существование определило ход эволюции.

Погарпфмируя кривые прироста стада и кривые смертности поколения, легко показать, что как прирост, так и убыль взрослых идут по экспоненциальным кривым, имеющим очень простое уравнение. Прирост стада идет по уравнению

$$\frac{dN}{dt} = N\varepsilon, \quad [1]$$

где N — число особей, ε — коэффициент прироста. Убыль поколения протекает по уравнению

$$\frac{dN}{dt} = N(-k), \quad [2]$$

где $-k$ — коэффициент убыли поколения на очень малую величину dN за очень малое время dt .

Многие авторы, вслед за Перлем, считают, что прирост населения идет не по экспоненциальной, а по так называемой логистической кривой. Эта кривая найдена для человека, а также для простейших насекомых в лабораторных условиях, при размножении культур в ограниченном пространстве. Мы видим, что кривая котика не дает указаний на затухание прироста, это — экспоненциальная кривая. Однако весьма вероятно, что если бы мы могли поместить котика в искусственные условия, то эта кривая, как в опытах Перля с дрозофилой, превратилась бы в логистическую.

Смертность вида в тех условиях, к которым он приспособлен (в его местообитании), определяется комплексом приспособлений жи-

ветного. В уравнении [2] мы видим, что скорость убыли пропорциональна численности поколения N и постоянному коэффициенту убыли k , который и выражает степень «адаптированности вида», т. е. приобретенной им в течение эволюции способности выдерживать борьбу за существование. Коэффициент смертности является мерой адаптированности вида.

Примем, что в некоторый момент появилось поколение, которое отмирает по вышеуказанному закону. Тогда срок отмирания явится вместе с тем и продолжительностью жизни животного.

Гибель отдельной особи зависит от случая. Одна погибает раньше, другая позже, но продолжительность времени отмирания целого поколения есть некоторая константа, определяемая его численностью и значением коэффициента — k . Мы видели, что значение — k в малый отрезок времени dt уменьшается за период индивидуального развития животного. С достижением половой зрелости — k делается постоянным, если, как у самцов-котиков, не наступает какого-либо нового момента в биологии. Не трудно себе представить, что при наступлении старости, когда животное слабеет, его стойкость понижается и значение — k для старших возрастов поколения должно увеличиваться. Кривая смертности будет падать круче, чем для особей, находящихся в полной силе.

Это и выражает более сложная кривая смертности, которую Перль называет кривой промежуточного типа. Она имеет место, когда поколение в искусственных условиях ведет ослабленную борьбу за существование. В условиях дикой природы, при известных нам коэффициентах гибели, этот отрезок крутого падения кривой едва ли реально имеет место. Поэтому мы считаем, что кривая убыли взрослых — простая экспоненциальная кривая, и предельный срок жизни поколения определяется физиологическим моментом наступления старения. Перль, исходя из свойств экспоненциальной кривой, показал, что средняя продолжительность жизни поколения, отмирающего по этому закону, в три раза меньше предельной долговечности.

Мы будем пользоваться однако не средней, а именно крайней величиной, так как ее удобно вычислить, исходя из вышеприведенного уравнения [2].

Обычно смертность исчисляют в относительных цифрах. Мы можем принять, что долговечность вида это — срок, в течение которого из 1000 достигших половой зрелости особей остается одна. Мы получим тогда очень удобную формулу. Вставив вместо N 1000 и вместо N_t 1, мы можем по долговечности определять коэффициент смертности и по коэффициенту смертности — долговечность. Потенциальная долговечность определяется как функция интенсивности борьбы за существование.

Закон убыли поколения по экспоненциальной кривой, показанный

нами на примере котика, может быть распространен на все виды позвоночных. Кривые, составленные для различных видов, будут различаться только значением — k . Проф. Баранов показал, что закон убыли по экспоненциальной кривой справедлив для камбалы, и применил уравнение [2] для вычисления коэффициента убыли этой рыбы под действием естественной смертности и промысла. Я нашел ту же кривую кроме котика и для белки. Из уравнения [2] легко видеть, что всегда, когда имеется постоянный коэффициент смертности вида, каждое поколение с момента достижения половой зрелости убывает по экспоненциальной кривой.

Мы показали, что смертность котиков на первом и втором году жизни выше, чем взрослых. Изучая гибель птенцов глухаря и тетерева (С. А. Северцов, 1935), я нашел, что на коротких отрезках времени убыль молодняка идет по кривой, близкой к экспоненциальной, но коэффициент — k детской смертности не остается постоянным, он уменьшается по мере развития птицы. Следовательно коэффициент убыли народившихся особей пропорционален численности поколения в каждый данный момент. Коэффициент — k соответствует развитию приспособлений или в простейшем случае — росту детеныша. Отсюда следует, что каждый вид обладает специфической для него нормой детской смертности.

Так например у козули процент смертности первого года достигает 40, у глухаря или тетерева, как и у других выводковых куриных птиц, — 80—85%. Я нашел, что прирост стада каждого изученного мною вида идет весьма правильно по экспоненциальной кривой. Но эта устойчивость прироста может иметь место только при постоянстве коэффициента смертности молодых и взрослых особей данного вида.

На известном нам отрезке времени котиковое стадо непрерывно нарастает. Мы можем предположить, что когда-нибудь оно заполнит все места, пригодные для обитания, и его рост остановится, но что случится в действительности, мы не знаем. Очень большое количество наблюдений над самыми разными видами водных и наземных позвоночных показывает, что рост их стада обрывается резкими падежами от заразных болезней или климатических депрессий, вызывающих смерть непосредственно или косвенно (голодовки).

У более долговечных животных такие падежи реже, чем у менее долговечных, например грызунов. Для некоторых форм можно даже установить периодичность падежей. Чем выше индивидуальная видовая смертность и больше плодовитость, тем резче колеблется численность населения. Как пример динамики населения плодовитого вида рассмотрим размножение мышевидных грызунов.

Мышевидные грызуны дают очень большие колебания численности. В годы мышьиной напасти плотность населения достигает

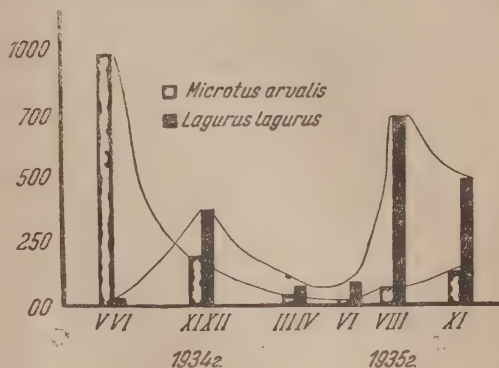
20—30 тысяч норок на гектар, после падежа остается всего 1—2 норки на гектар. После каждой такой депрессии мыши начинают быстро размножаться, чему способствует ранняя половая зрелость (двухмесячные мыши уже приносят приплод) и большое число пометов так как родители ежемесячно рожают новые выводки в 6—7 штук каждый. Геометрическая прогрессия размножения осуществляется у мышей на протяжении одного года. Эта плодовитость соответствует и большой смертности. Наумов, изучая возрастной состав популяции

нашел, что у *Microtus arvalis*, как и у других мышей, взрослые особи, начавшие размножаться весной, до следующей весны не доживают. Весной популяция бывает представлена только мышами, родившимися летом предшествующего года и еще не достигшими полного роста. По его исследованиям величина убыли летом достигает 20% в декаде. Зимой, когда хищные птицы не могут ловить полевков под снегом и остаются одни четвероногие хищники — хорьки, ласки и др., смертность падает до 12%. При этом численность

мышей с весны ежемесячно удваивается. Нарастание стада идет до конца периода размножения, длительность которого определяется внешними условиями. На Украине в 1934 г. размножение серой полевки было остановлено засухой. В июле было замечено падение числа беременных и кормящих самок в уловах, и популяция стала быстро убывать под влиянием постоянного, а возможно и усиливающегося к концу лета истребления хищниками. К осени серая полевка осталась только в низинах, где благодаря большей влажности трава не выгорела и сохранились злаки, которыми она питается.

Более сухолюбивый вид — степная пеструшка *Lagurus lagurus*, заселяющая вершины склонов, продолжала размножаться и заняла освободившиеся места.

На следующую весну обнаружилось дальнейшее падение численности мышей. Оказалось, что при дружном таянии снега вода заливают норки и вызывает огромную гибель мышей. Если таяние идет постепенно, то мыши из залитых норок выселяются на обсохшие



Фиг. 3. Динамика населения степной пеструшки *Lagurus lagurus* и серой полевки *Microtus arvalis* по Наумову (хутор Коза Бердянского района, 1934—1935 гг.). Численность отнесена к условной единице — в 100 объединенных гектаров, в которых плотность населения вычислена пропорционально плотности в каждом типе угодий и количеству этих типов в обследованной площади.

места или в сугробы. При быстром таянии они гибнут массами. Здесь мы видим пример прямого действия климатического фактора.

Очень большое число наблюдений показывает, что массовое размножение мышей подчинено известной периодичности. Эльтон и Мидельтон принимают 3.5—4-летний период размножения и гибели мышей. Виноградов называет этот период малой волной и устанавливает 10-летнюю периодичность больших волн, захватывающих огромные пространства. Свириденко считает, что никакой периодичности нет. По его мнению, в годы, когда климатические условия благоприятны, мыши в один сезон достигают максимальной численности. Гибель мышей после массового размножения приписывают то стихийным причинам, то заразным болезням; некоторые авторы считают, что она вызывается исключительно деятельностью хищных птиц и зверей. Более точные данные, полученные Наумовым и Калабуховым, позволяют несколько разобраться в этом сложном вопросе. Размножение протекает при некоторой постоянной и очень высокой смертности. Свириденко, как и Виноградов, не учитывал огромной смертности от хищников, смертности, которая должна быть постоянной в меру постоянства населения хищников. Поэтому в первый год мыши никак не могут, даже размножаясь в геометрической прогрессии, дать максимум плотности, наблюдаемой в годы мышиной напасти. Для этого нужно несколько лет.

Деятельность хищников только замедляет, но не останавливает прироста стада. Когда осенью рождаемость падает, численность мышей убывает до некоторого минимума. Все же к весне она оказывается выше, чем в предшествующий год. Летняя волна поднимается еще выше, и нарастание продолжается до тех пор, пока к осени третьего или четвертого года не будет достигнута эпизоотическая плотность населения. Эпидемия сводит численность мышей к минимуму, после которого начинается новый цикл.

Твердо установленный факт частых эпизоотий у грызунов после достижения большой плотности населения не возбуждает сомнений. Главная трудность состоит в правильной оценке трех категорий факторов, регулирующих численность мышей: деятельности хищников, вызывающей индивидуальную смертность, влияние климата и, наконец, заразных болезней. Население четвероногих хищников — ежей, хорьков, ласок и др. — в общем более долговечных, чем мыши, и придерживающихся своего охотничьего района, предполагает относительно устойчивое воздействие на мышей. Хищные птицы в первую половину лета также придерживаются постоянных охотничьих участков. Осенью их количество увеличивается благодаря вылету птенцов, и кроме того при пролете число их может меняться в широких пределах. По времени пролет совпадает с максимумом численности мышей. Каждый хищник ловит в меру своей зоркости и спо-

способности облетать участок охоты. Эта способность меняется от условий года. Когда растительность густа, видимость ухудшается, и мыши больше гибнут от хищников. Количество корма влияет непосредственно на плодовитость мышей, так как в неблагоприятные годы часть чetenышей рассасывается в матке, и пометы уменьшаются. При недостатках корма мыши больше времени находятся на поверхности земли и чаще подвергаются нападениям. Активность мышей имеет очень большое значение как фактор гибели. Формозов нашел, что хищные птицы вылавливают самцов больше, чем самок, так как первые появляются на поверхности не только для кормежки, но задерживаются в поисках самок для спаривания. Наумов также установил, что численность самцов в мышиной популяции в период спаривания падает сильнее, чем численность самок, а зимой, когда хищные птицы перестают преследовать мышей, восстанавливается равенство полов. Таким образом, численность мышей зависит от погоды в двух отношениях. Развитие растительного покрова сказывается на ней как источник корма и как фактор, определяющий защищенность местности от хищников.

Климатические факторы повышают или ослабляют плодовитость не только мышей, но и других форм. Их влияние тем более заметно, чем вид более плодовит. Мы однако отличаем эти воздействия, отражающиеся преимущественно на молодняке, от случаев климатических депрессий, которые вызывают массовую гибель не только молодых, но и взрослых особей.

Климатические депрессии, как я писал (в работе о массовой гибели диких позвоночных), повторяются с известной частотой, но так как разные виды неодинаково реагируют на одни и те же воздействия среды, то для каждого вида частота депрессий будет иная. Общим свойством таких депрессий (слишком суровые зимы, засухи, необычное обилие дождей и т. д.) является то, что они губят животных независимо от плотности населения.

Благодаря этому, чем выше численность, тем большее количество животных имеет шансы пережить депрессию.

Эпидемии, как показывают многочисленные факты, собранные разными авторами и в особенности Эльтоном, поражают все виды животных. Это подтверждается и тем общим соображением, что возбудители заразных болезней и глистных инвазий специфичны для видов хозяев. Каждый заражает определенные виды или группы видов и безразличен для других. Самый факт этой связи возбудителя с определенным хозяином указывает на то, что эпидемии являются не случайным, но постоянным моментом в борьбе за существование. Эпидемии связаны с плотностью населения, так как только при известной плотности возможен переход заразных начал от больных животных к здоровым.

Прямые наблюдения Калабухова показали, что эпидемия чумы развивается только при определенной плотности населения сусликов. На участках, где суслики вымерли в предшествующий год от чумы или где их вытравили противочумные отряды, вспышек чумы не наблюдается. При плотности населения в 6—8 норок на гектар уже может быть слабая вспышка болезни, но она достигает полного развития только при высокой плотности населения. Эпидемия начинается при некоторой эпизоотийной плотности и оканчивается, когда население разреживается настолько, что прерывается контакт между здоровыми и распространяющими заразу особями. Новые исследования подтвердили законы Фарра и Вильсона, что вероятность заражения тем выше, чем выше плотность населения, и чем больше плотность, тем выше смертность.

Таким образом, мы можем установить очень важный момент. Эпизоотия определяет некоторую максимальную плотность населения, при которой начинается болезнь, и минимальную, при которой она кончается. Очевидно срок, в течение которого вид может размножаться от минимума до максимума, определяется его плодовитостью и индивидуальной смертностью. Климатические факторы, конечно, оказывают свое влияние на ритм эпизоотий, но они только нарушают его правильность, не изменяя его по существу. Они могут иметь более значительное влияние, когда паразит имеет промежуточного хозяина. Так, в районах с плотной глинистой почвой, где в дожди образуются долго не высыхающие лужи, у зайцев чаще повторяются эпидемии фасциоза, чем в более сухих районах (Наумов С. П., рукопись). Промежуточным хозяином печеночной двуустки является моллюск — малый прудовик. При большом количестве воды он размножается обильнее и создает возможность инфекции даже при малой плотности заячьего населения.

Мы не будем останавливаться на крайне важных и интересных, хотя и мало изученных вопросах эпидемиологии, но нам необходимо сказать несколько слов о взаимоотношениях растительноядных и плотоядных видов. Этому вопросу нами посвящена специальная работа, здесь мы укажем только важнейшие выводы. Хищники обладают специальными приспособлениями для отыскивания и поимки добычи. Соответственно жертва, которой они питаются, обладает специальными приспособлениями защиты. Приспособленность обоих видов определяет эффективность охоты в условиях их обитания. В иных стадиях, к которым данные виды не приспособлены, эта эффективность будет, конечно, иной.

Каждый вид хищника обычно питается определенными видами растительноядных, и это заставляет предположить, что между ними существуют определенные числовые отношения, отражающиеся на их потенциальной плодовитости. Экологи (Томсон, Эльтон, Хьюит

и др.) считают, что численность хищников зависит от количества добычи. Возрастание и падение числа растительноядных вызывают соответствующие изменения хищников. Вольтерра доказывает, что хищник вызывает своей деятельностью убыль жертвы. Он исходит из принципа частоты столкновений. Число столкновений, при которых ловится добыча, при прочих равных условиях, определяется по формуле числа комбинаций из 2, следовательно равно произведению численности обоих видов. Этот очень важный принцип, насколько известно, до Вольтерра не применялся в экологии.

Когда плотоядное и жертва принадлежат к позвоночным, соотношение оказывается совершенно иным, чем полагал Вольтерра. Вольтерра принимал, что население состоит из однородных особей, размножающихся непрерывно. Между тем размножение связано с определенным сезоном, и вид состоит из взрослых особей и более слабого молодняка. Прирост производителей определяется числом доживающих до половой зрелости, а выживание зависит от успешности охоты. В природе мы всегда имеем случай, когда убыль животных зависит от многих причин, а не только от взаимоотношений одного вида хищника с одним видом жертвы. В этих условиях убыль молодняка протекает по определенной кривой, и в силу принципа столкновений успешность охоты хищника падает в каждый последующий момент пропорционально произведению численности обоих видов. Главный процент убыли падает на молодежь. Отсюда следует, что смертность приплода хищника должна быть выше, чем растительноядных, которыми они питаются. Всякие неблагоприятные условия, повышающие смертность растительноядных, немедленно отражаются на хищных. В результате число производителей последних должно расти пропорционально приросту добычи. Повышенную смертность приплода хищников относительно растительноядных я проверил на волке. Оказалось, что его смертность почти вдвое выше смертности косули и соответствует его более высокой плодовитости. Анализ соотношений плодовитости и долговечности, к которому мы перейдем позднее, позволил распространить это явление на другие виды и признать общим законом. Тем самым закон Вольтерра ограничивается, поскольку дело касается позвоночных, только случаем заразных болезней, когда периодические размножения животных и эндопаразитов действительно могут рассматриваться как альтернативные колебания двух видов, связанных отношениями хищника и жертвы.

Все наши рассуждения могут быть резюмированы следующим образом. Каждый вид в нормальных условиях размножается в геометрической прогрессии, и плотность населения увеличивается соответственно его коэффициенту рождаемости и индивидуальной смертности. Отмирание идет по строгому числовому закону, и коэффициент смертности определяет видовую продолжительность жизни.

Смертность каждой возрастной группы ниже ее прироста за тот же отрезок времени. Способность вида достигать большой численности является приспособлением к переживанию периодических климатических депрессий. В то же время при большой плодовитости плотность населения быстро возрастает, благодаря чему учащаются и усиливаются эпидемии. Таким образом, плодовитость вида полезна в одном отношении и вредна в другом. Противоречиями борьбы за существование плодовитость вида удерживается в определенных границах.

Представим себе теперь, что вид эволюирует адаптивно. Новая адаптация означает снижение смертности, так как если этого снижения не происходит, то очевидно нельзя говорить об адаптации. Всякая новая адаптация таким образом должна изменить коэффициент смертности, а снижение коэффициента смертности должно увеличить плотность населения и усилить конкуренцию между особями данного вида.

Дарвин писал, что наиболее острая борьба за существование протекает между особями одного и того же вида или между близкими видами. Однако он не отметил, что повышение конкуренции не влечет за собой неизбежной гибели особи, но отягощает ее условия жизни. Исследования питания показали, что в годы нехватки привычного или основного корма животные переходят на дополнительные корма, пищу по нужде. При этом снижается их упитанность, вероятно повышается смертность, но не в такой мере, как при повышении интенсивности междувидовой борьбы за существование.

Если вид приобрел новое приспособление, которое снижает смертность, то численность вида должна возрасти, плотность населения увеличится и стимулирует его переход на пищу по нужде, гнездование в менее подходящих условиях или выселение за пределы своей станции; но выселение в станцию, к которой вид не вполне приспособлен, повышает действие всех факторов гибели.

Если новое приспособление в комбинации с прежними окажется действительным и вне пределов станции, вид сможет расселиться, и мы будем иметь один из признаков биологического прогресса — расширение ареала.

При такой концепции отпадает одно из основных затруднений, стоявших перед эволюционной теорией, именно трудность представить, как может форма, приспособленная к одним условиям среды, перейти к другим, к которым она не приспособлена. Эта же концепция делает понятным, почему бывает так трудно найти адаптивные различия между близкими видами и подвидами животных. Адаптивный признак должен отличать предка от потомка, а не двух потомков друг от друга, т. е. скорее различать роды и семейства, чем виды и подвиды. Когда же виды разойдутся в новые зоны, изменят

«нишу», начнется отбор в иных условиях борьбы за жизнь. Наличие адаптивных различий указывает на то, что форма эволюировала в новой зоне в другом направлении, чем ее предки.

Наша теория позволяет объяснить, почему у одних групп адаптивные различия имеются, а у других их не оказывается. Мы указали, что снижение смертности при прежней плодовитости эквивалентно повышению коэффициента естественного прироста и, усиливая конкуренцию, должно привести к расселению вида в новые станции. Но может быть другой случай биологического прогресса, когда вид не выходит за пределы станции и остается в прежнем местопребывании. При этом морфобиологический прогресс, через вызванную им конкуренцию, приводит к снижению плодовитости вида. Чрезвычайно важно установить количественную зависимость между понижением смертности и понижением плодовитости.

В предварительном сообщении (Известия Академии Наук, 1930) я дал такую схему. Мы имеем некоторое число производителей N_0 , переживших очередную депрессию. Население размножается, достигает насыщающей плотности N_t в t лет. Этот промежуток времени соответствует видовой продолжительности жизни. Поэтому можно заменить срок нарастания стада от минимума до максимума величиной продолжительности жизни T . С ростом адаптированности продолжительность жизни растет и, если максимальная плотность населения должна оставаться прежней, то надо, чтобы в меру удлинения долговечности особи снижалась плодовитость ε : $N_t = N_0 \varepsilon^t$; отсюда, перенося N_0 в левую часть и логарифмируя, мы получаем

$$\frac{N_t}{N_0} = \varepsilon^t; \lg \frac{N_t}{N_0} = \lg V; \lg V = t \lg \varepsilon$$

или $\lg V = \lg \varepsilon$; если t увеличивается, то для сохранения равенства необходимо, чтобы $\lg \varepsilon$ убывал или чтобы одновременно убывали $\lg V$ и $\lg \varepsilon$.

На основании этого равенства я составил корреляционную таблицу млекопитающих, где по ординате откладывал долговечность, а по абсциссе плодовитость вида. Коэффициент корреляции оказался порядка 0.90.

Таким образом, я установил для млекопитающих закон, связывающий плодовитость и долговечность вида. Повышение долговечности в течение эволюции снижает плодовитость обратно пропорционально логарифму показателя видовой плодовитости.

В дальнейшем я построил такие же ряды для птиц и рыб. Закон оказался справедливым и для них и, как мы увидим ниже, позволяет сделать ряд очень важных выводов.

Но дальнейшие исследования показали, что вопрос несколько сложнее, чем изложено выше.

В настоящее время я еще не могу дать строгого математического выражения количественных закономерностей, изменяющих динамику населения животных при прогрессивной и регрессивной эволюции, и принужден ограничиться предварительным анализом проблемы.

В последней книге «О борьбе за существование» Вольтерра показал, что уравнение логистической кривой Перля может быть получено при допущении, что вид размножается в ограниченном пространстве, и по мере его заполнения коэффициент прироста понижается, так что численность вида асимптотически стремится сделаться постоянной. Из уравнения видно, что срок достижения предельной плотности, при постоянном объеме пространства, зависит от величины прироста в единицу времени ε . Прирост стада для громадного большинства случаев происходит в определенный сезон года. Нарождающиеся особи отмирают по сложной кривой, которая в возрасте половой зрелости переходит в экспоненциальную кривую. Следовательно прирост группы производителей определяется $\varepsilon = r - m$, где m — смертность неполовозрелых, а r — число рожденных.

При этих условиях в данном пространстве может одновременно существовать только ограниченное число поколений, соответствующее плодовитости и смертности данного вида.

Представим теперь, что каждое поколение $\varepsilon = (r - m)$ отмирает по отрицательной экспоненциальной кривой в малую единицу времени dt на величину $d\varepsilon$, тогда $\frac{d\varepsilon}{dt} = \varepsilon(-k)$, интегрируя, получим $\varepsilon_t = \varepsilon_0 e^{-k \cdot t}$. Примем, что поколение вымерло, когда от него осталась одна особь. Перенесем ε_0 в левую часть и, логарифмируя, получим

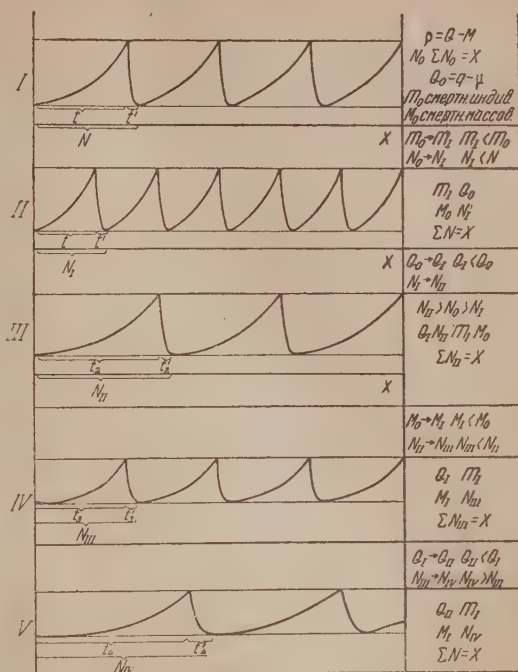
$\lg \frac{1}{\varepsilon_0} = t \lg(-k); \frac{\lg \frac{1}{\varepsilon}}{\lg(-k)} = t$, откуда следует, что при понижении смертности долговечность поколения должна увеличиться пропорционально $\lg(-k)$. Это справедливо для каждого вновь нарождающегося поколения. Увеличение долговечности должно повысить действительный прирост стада и ускорить достижение той предельной плотности, при которой начинаются эпидемии. Таким образом, повышение долговечности не может осуществиться, и для того, чтобы животные могли достигать возраста, который для них возможен при новом коэффициенте смертности, необходимо снижение численности каждого нарождающегося поколения пропорционально $\lg \frac{1}{\varepsilon}$.

Как видно из уравнения, плодовитость ε должна падать пропорционально логарифму $\left(\lg \frac{1}{\varepsilon}\right)$. Мы имеем сложную цепь функций. Приобретение нового приспособления, снижающего смертность в

каждый момент существования, повышает долговечность, а вызванное этим повышением перенаселение снижает плодовитость. В этом рассуждении мы оставили в стороне влияние периодических колебаний численности, вызываемых эпидемиями.

Снижение смертности должно вызвать учащение ритма эпизоотий и усиление отбора иммунных особей (выздоревевших или незаболевавших). Снижение эпидемической смертности должно повышать эпизоотийную минимальную плотность, и каждая последующая волна будет начинаться с более высокой численности населения. Эпидемии будут менее губительными, но ускорится ритм флуктуаций и частота повторения высоких плотностей населения. В результате и эта причина, усиливая конкуренцию, должна привести к снижению прироста стада за счет снижения рождаемости и нового понижения $\lg \varepsilon$ под влиянием $\frac{N_t}{N_0}$, когда $N_0 \rightarrow N_t$ и $\frac{N_t}{N_0} \rightarrow 1$. Это снижение вызывает удлинение срока нарастания стада обратно пропорционально логарифму $\lg \frac{N_t}{N_0}$ (фиг. 4).

Мы можем сказать, что при периодическом размно-



Фиг. 4. Диаграмма ритма флуктуаций численности прогрессивно изменяющегося вида. Кривая I — вид размножается по экспоненциальной кривой, достигает эпизоотийной плотности населения в период t , затем наступает эпидемия, численность падает до минимальной плотности. За период $t+t_1$ на отрезке времени X повторяется ΣN волн, определяющих ритм колебания. Кривая II — индивидуальная смертность M в результате приобретения новых приспособлений снижается до $M \rightarrow M_1$, прирост стада ускоряется ($N \rightarrow N_1$), ритм флуктуаций ускоряется, так как эпизоотийные плотности повторяются чаще. В результате усилившейся конкуренции снижается плодовитость вида $Q \rightarrow Q_1$. Снижение рождаемости замедляет ритм флуктуаций, и волна делается более длинной $\Sigma N_{II} = X$. Кривая IV — учащение ритма флуктуаций усиливает отбор иммунных особей. Минимальная численность после эпизоотии повышается и стремится к максимальной, так что отношение $\frac{N_t}{N_0} \rightarrow 1$. Соответственно усиливается конкуренция и снижается плодовитость вида Q . Волна делается не только более длинной, но и более пологой. Ее амплитуда понижается. В результате прогрессирующий вид делается более устойчивым, плодовитость падает, но долговечность особи возрастает

жении вида предельное число поколений, одновременно существующих в биоценозе, равно предельной продолжительности жизни. Таким образом, продолжительность жизни возрастает или падает соответственно ритму повышения и понижения численности населения. Изучая зависимость продолжительности жизни видов и их плодовитости, мы тем самым исследуем и изменение ритма флуктуаций численности.

Каким образом достигается биологически снижение плодовитости, мы можем только догадываться.

Мы знаем, что ухудшение условий существования снижает физиологически число детенышей путем выпешения половой зрелости, увеличения процента яловости и т. д. Эти фенотипические явления создают фон, на котором происходит отбор генотипически менее плодовитых самок. Самка тратит много сил на произведение потомства и после рождения оказывается ослабленной. При ухудшении условий существования та самка, которая приносит генотипически меньше потомства, будет и менее ослаблена и получит преимущество перед более плодотворной. Поэтому вызванное понижением смертности взрослых особей ухудшение условий существования приводит к отбору генотипически менее плодовитых особей.

Если, как у млекопитающих и птиц, имеется затрата сил на воспитание детей, то это еще более ослабляющее самку обстоятельство усиливает значение указанного фактора.

Мы знаем, что кроме приспособлений взрослых, повышающих их долговечность, имеются эмбриональные приспособления, развитие которых вызывает понижение смертности эмбрионов и личинок и резко повышает прирост взрослых. Это повышение прироста взрослых должно вызвать усиленную конкуренцию и через то — адаптивную радиацию группы и вместе с тем повышение смертности этой группы. Наконец, изменения среды, повышающие смертность взрослых, должны сопровождаться повышением рождаемости по тому же закону, или вид должен вымереть. Все эти случаи мы находим отраженными в корреляционных рядах плодовитости и долговечности позвоночных (фиг. 5).

Начнем разбор корреляционных таблиц с ряда млекопитающих. По ординате отложена долговечность T , по абсциссе — логарифмы показателей видовой плодовитости q , вычисленные по формуле

$$q = \left(1 + \frac{r \cdot s}{j}\right)^{\frac{1}{p}},$$

где r — число рожденных на одну самку в год, j — возраст половой зрелости, s — отношение полов, p — период между деторождениями.

На одном краю ряда размещаются мало плодовитые и долговечные формы — крупные копытные и хищники. На другом — очень пло-

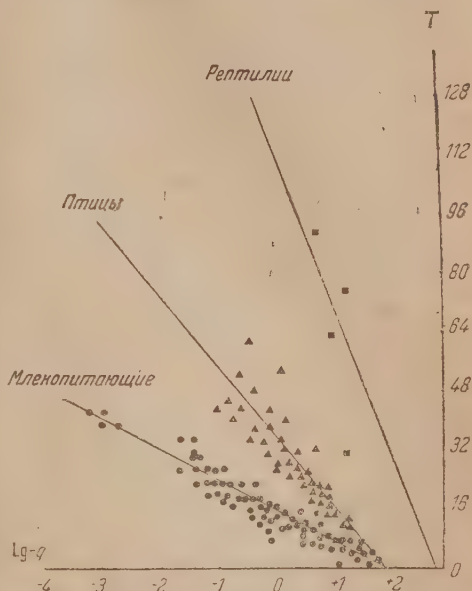
витые мышевидные грызуны, потенциальная долговечность которых меньше трех лет.

Плодовитость грызунов обусловлена, как мы говорили выше, ранней половой зрелостью и большим числом пометов в год.

Я принимал для каждого вида то количество пометов, которое указывается в литературе, хотя для мышей, может быть, было бы более правильно считать, что они мечут детенышей круглый год. Число сосков у млекопитающих соответствует числу детенышей. Приблизительно на пару сосков приходится один детеныш. У мышей бывает 4—5 пар сосков. Мы знаем, что у примитивных млекопитающих, как плацентарных, так и сумчатых, число сосков достигало 22 и даже 25. Редукция сосков шла соответственно редукции числа детенышей. Следовательно у грызунов имело место в прошлом повышение долговечности и снижение плодовитости. Затем борьба за существование усилилась, смертность возросла, и плодовитость повысилась. Согласно закону необратимости эволюции Долло это было достигнуто умножением числа пометов в год и понижением возраста половой зрелости, а не возвращением к первоначальному числу детенышей.

Так как мыши занимают совершенно правильное место в ряду, то мы должны признать, что эволюционное повышение, так же как и понижение, смертности отражается вполне закономерным повышением или понижением плодовитости.

Обратим внимание на место, которое занимают хищники в ряду млекопитающих. Волк по долговечности (16 лет) должен стоять в одном месте с косулей. Но волчица приносит 6—7 волчат, а косуля всего 2. Тигры и львы приносят 3—4 детеныша, живут по 25 лет, тогда как крупные копытные—быки, антилопы—приносят всего одного детеныша. Оказывается, что хищники более плодовиты, чем растительноядные равной с ними продолжительности жизни. Это, как мы



Фиг. 5. Корреляционная таблица плодовитости и долговечности млекопитающих, птиц и рептилий. $\lg q$ показатели видовой плодовитости, видовая продолжительность жизни в годах t . Каждый значок соответствует одному виду.

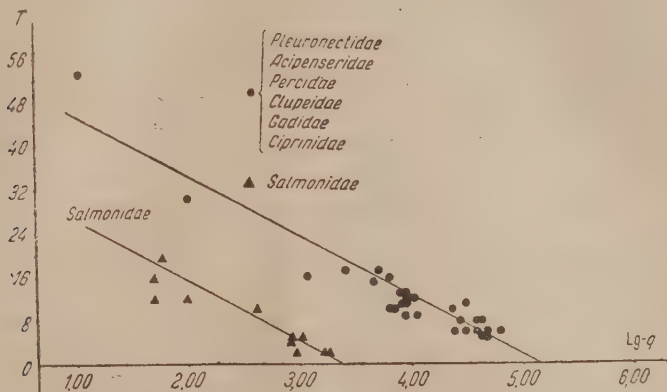
показали на примере волка, соответствует большей смертности приплода плотоядных, зависящей от хищного образа жизни.

Если мы сравним ряды птиц и млекопитающих, то заметим, что ось рассеивания точек ряда птиц идет под другим углом к абсциссе, чем ось рассеивания млекопитающих. К сожалению я не мог собрать достаточно данных для построения удовлетворительного ряда рептилий. Соответствующие точки нанесены скорее для иллюстрации, чем для точного расчета. Тем не менее видно, что их угол оси рассеивания больше, чем у птиц. Так, группа птиц, доживающих до 8—12 лет, значительно плодовитее, чем соответствующая группа млекопитающих, и менее плодовита, чем рептилии. Орлы, как и слоны среди млекопитающих, доживают до очень высокого возраста, порядка 80—100 лет. При равной долговечности орлы оказываются значительно более плодовитыми. Слои приносит одного слоненка с 20-летнего возраста через 3 года, а по всей вероятности и реже, тогда как орлы плодятся с 8—9-летнего возраста через год, откладывая одно яйцо. Смертность приплода яйцекладущих птиц значительно выше, чем у живородящих млекопитающих. Мы нашли, что глухари и тетерева при долговечности 8—12 лет имеют детскую смертность порядка 80—90%, тогда как смертность соответствующих по долговечности растительноядных млекопитающих всего около 40—50%. У рептилий индивидуальное развитие протекает медленнее, забота о потомстве отсутствует, и детская смертность еще выше. По некоторым данным для черепахи она достигает 98%. Таким образом, приходится признать, что величина смертности приплода зависит от эмбриональных адаптаций, которые и определяют расположение точек ряда каждого класса.

К сожалению мы почти не располагаем данными о долговечности и плодовитости амфибий. Но, принимая во внимание, что многие лягушки достигают половой зрелости по 3—4-му году, так же как и саламандры, мы должны признать их более стойкими формами, чем, например, мышей. Но они обладают большой смертностью в стадии личинок. У рыб ранняя смертность очень велика. По Чугунову у воблы на 100 тысяч икринок доживает до промыслового возраста всего 10—15 рыб. У лососевых, по Тихому, смертность ниже: на 100 тысяч выживает 30—40 особей. Поэтому ряд костистых рыб занимает по сравнению с четвероногими особое место (фиг. 6). Мы видим, что ряд рыб, несмотря на малое количество точек, располагается очень правильно. Положение этого ряда и наклон осей рассеивания отчетливо отражают высокую детскую смертность. Рыбы расположились в два ряда. В первом оказалось семейство лососевых, во втором — другие семейства морских и пресноводных рыб: камбалы, осетровые, сельди, окуневые, треска и карповые. Наиболее долговечными оказались в первом ряду лосось и белорыбца, во втором

калуга (52 года) (*Huso dauricus*). Наименее долговечны сельди и некоторые карповые. Дальневосточные лососи, как известно, нерестятся раз в жизни и после нереста погибают. Тем не менее закон повышения плодовитости с понижением долговечности сохраняется и для них, и ряд лососевых располагается достаточно правильно.

Особое от других положение ряда лососевых соответствует значительно меньшей детской смертности. Объясняется это тем, что они мечут богатую желтком икру в верховьях рек, зарывая в гальку, где икра, находясь в безопасности от хищников, получает достаточ-



Фиг. 6. Корреляционная таблица плодовитости и долговечности костистых рыб. На рисунке видно, что семейство *Salmonidae* занимает иной ряд, чем другие рыбы

но кислорода и мало заражается инфекционными болезнями. То обстоятельство, что оси рассеивания лососевых и других костистых рыб идут параллельно, указывает на иные эволюционные изменения адаптации, чем у рептилий и млекопитающих, но сказать, какие моменты создали эти условия, трудно. На это должны ответить дальнейшие экологические исследования. Я предполагаю, что, когда удастся построить ряды на основании более точных сведений о плодовитости и долговечности, мы найдем, что каждый отряд или семейство в пределах своего класса займет ряд, параллельный рядам других семейств. Этот ряд образуется в результате прогрессивной эволюции каждой ответвившейся от общего ствола группы.

По всей вероятности, если бы для рептилий мы располагали не меньшим количеством точек, чем для млекопитающих, то такие далекие группы, как крокодилы, черепахи или ящерицы, образовали бы параллельные ряды подобно ряду *Salmonidae*, и угол наклона оси рассеивания класса оказался бы меньше, чем намечается теперь, при малом количестве точек.

В тех случаях, когда группы различаются ароморфозами и эмбриональными приспособлениями, ось рассеивания образует другой угол, чем у более примитивных предков, как мы видим на примере рядов млекопитающих, птиц и рептилий.

Мы ограничимся этими беглыми замечаниями, не анализируя положения каждого вида. Некоторые общие соображения мы выскажем в следующей главе после обзора филогенеза млекопитающих. Но, переходя к этой главе, еще раз отметим, что в ряду млекопитающих при большей характерной для этого класса норме выживаемости детенышей долговечность повышается медленнее, чем в более примитивных группах. Это указывает на более интенсивную борьбу за существование. Характерно также возрастание долговечности класса высших костистых рыб, которое оказывается близким к высшим представителям наземных позвоночных.

Глава II

Филогенез млекопитающих и их экология

В предшествовавшей главе мы рассмотрели значение коэффициентов смертности животных, кривые убыли и роста населения, как результат взаимоотношений видов с окружающей средой, и указали роль хищников, заразных болезней и стихийных причин гибели. Мы исходили из бесспорного положения, что появление новых адаптаций изменяет прежнее отношение конкуренции и прямой борьбы за существование и через снижение индивидуальной смертности приводит к адаптивной радиации группы, — биологическому прогрессу по типу, указанному А. Н. Северцовым, — или к повышению устойчивости населения при понижении плодовитости, что также является биологическим прогрессом.

Построенные на основе анализа динамики населения ряды доказывают правильность наших рассуждений и позволяют связать филогенетическое появление новых адаптаций с процессами борьбы за существование, протекающими среди населения. Попытаемся теперь сопоставить найденные нами экологические закономерности с филогенезом млекопитающих.

Анализ появления прогрессивных признаков этого класса приводит нас к несколько иным выводам, чем те, которые дает А. Н. Северцов на основе изучения низших позвоночных.

Новая классификация млекопитающих, опубликованная Симпсоном в 1931 г., хорошо соответствует тем представлениям о ходе эволюционного процесса, которые мы развиваем в настоящей работе.

Симпсон делит класс *Mammalia* на 3 подкласса: А) *subclass Prototheria* с отрядом *Monotremata* Bonaparte, 1838 г., В) *subclass Allotheria* March, 1860 г., с отрядами *Multituberculata* Cope, 1884 г., и

вслед за ними ставит отряд *Triconodonta* Osborn, считая их однако *Incerta cedis*. Третий подкласс С) *Theria* Parker and Haswell, 1897 г. делится на 3 группы. К первой относится вымерший а) *infraclass Pantotheria* Simpson, 1929 г., с отрядами *Pantotheria* March, 1880 г. (*Trituberculata* Osborn), и отряд *Simmetrodonta* Simpson, 1925 г.; б) *infraclass Metatheria* Huxley, 1880 г. (*Marsupialia sensu lato* с отрядом *Marsupialia* Illiger, 1811 г., распадающийся на сверхсемейства: 1) *Didelphioidea*, 2) *Borchienoidea*, 3) *Dasiuroidea*, 4) *Perameloidea*, 5) *Cae-nolestoidea*, 6) *Phalangerioidea*, к которому относятся из современных форм: *Phalangeridae*, *Phascolomidae* и *Macropodidae* и в) *infraclass Eutheria* Huxley (*Placentalia* Owen), 1880 г., с 24 отрядами.

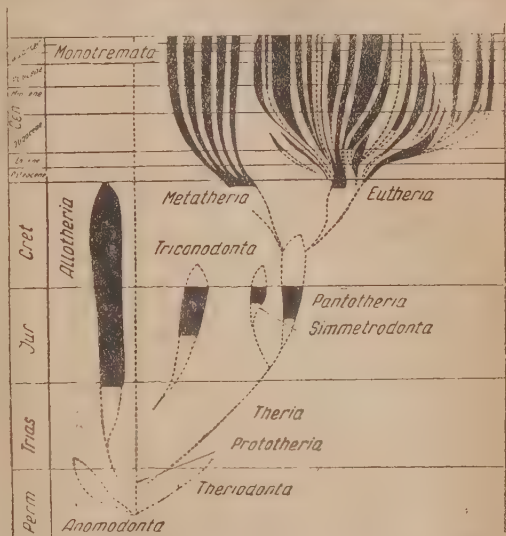
Эволюцию этих групп мы представили в виде родословного дерева, составленного по Рёмеру (фиг. 7), дополнив его вышеперечисленными сверхсемействами сумчатых и изменив номенклатуру по Симпсону.

Рассмотрим, следуя этому дереву, порядок появления признаков млекопитающих.

Систематики, характеризуя группу, указывают ее признаки не в порядке их появления в филогенезе и даже мало обращают внимания на функ-

циональные связи в строении систем органов. Во втором издании «Млекопитающих» Вебера млекопитающие определяются как дышащие легкими, снабженными амнионом, гомойотермные позвоночные с волосатым покровом, по крайней мере в эмбриональном состоянии. Они обладают кожной мускулатурой. Кожа снабжена альвеолярными или трубчатыми железами, детеныши питаются молоком матери. Далее указываются признаки, касающиеся скелета; из них упомянем нижнюю челюсть, сочленяющуюся с височной костью и состоящую из одной *dentale*; трех слуховых косточек, барабанной перепонки, натянутой на *os tympanicum*, и пр. Затем Вебер опять переходит к внутренним органам, строению крови, сердца, диафрагмы, особенностям мозга, почек и в самом конце упоминает плаценту и зародышевые оболочки.

Изучение порядка появления признаков показывает, что основные особенности класса сложились очень рано, и только живород-



Фиг. 7. Родословное дерево млекопитающих по Рёмеру (Römer, 1933) с изменениями автора

ность и кормление детенышей молоком в тех формах, какие мы находим у современных плацентарных и сумчатых, появились позже других и вовсе не характеризуют мезозойских млекопитающих. Млекопитающие, повидимому, образовались одновременно или даже раньше, чем начали отделяться доминировавшие в мезозое группы рептилий.

Рёмер начинает главу о рептилийных предках млекопитающих замечанием: «Позднее появление млекопитающих наводит на мысль, что они отделились от позднего ствола рептилий», но эта идея в корне не верна. Ветвь, приведшая к образованию млекопитающих, подкласс *Sinapsida*, отделилась от ствола рептилий на самой заре их существования, и расцвет группы произошел задолго до того, как появились первые динозавры. Адаптивная радиация *Sinapsida* началась в верхнекаменноугольной эпохе, и в пермской они достигли доминирующего положения. Растительноядные пеликозавры вымерли уже в начале триаса, но хищные терапсиды были вытеснены динозаврами только в конце этой эпохи. Млекопитающие произошли именно из этой ветви рептилий, и Рёмер говорит, что их признаки являются развитием тенденций эволюции, наметившейся у терапсид.

Характерное для млекопитающих образование височной ямы с тенденцией объединения ее с орбитой у *Sinapsida* наметилось очень рано; височная яма ограничена Squamosum, postorbitale и parietale; также рано началась дифференцировка однородных рептилийных зубов на резцы, клыки и коренные.

У древнейших форм развито пинеальное отверстие; stapes лежит близко к квадратной кости благодаря тому, что ушное отверстие помещается низко близ angulare. Ребра имеют две головки, позвонки амфицельного типа. В плечевом поясе имеется два коракоидных элемента. У наиболее примитивных форм еще имеется cleitrum. Повидимому, *Sinapsida* рано расщепились на несколько близких, но хорошо различимых групп равного таксономического значения. Более древняя группа найдена в Америке (пеликозавры), более прогрессивные формы, образующие группу *Therapsida*, — в Южной Африке и в наших пермских отложениях. Позднее пермские и триасовые терапсиды, как *Cynognathus*, по строению черепа и конечностей приближаются к млекопитающим. Рептилийный признак — ноги, направленные в стороны, — сменяется характерным для млекопитающих положением, при котором локоть направлен назад, а коленный сустав вперед. Передний край лопатки повернут кнаружи, и начинается образование *Spina scapulae*. У *Cynognathus* сохраняется рептилийное число фаланг, но пальцы имеют, как у млекопитающих, приблизительно равную длину. Мозг, судя по размерам и форме черепной коробки, остается рептилийного типа. Терапсиды дают ряд вет-

вей, в которых многие признаки, приближающие их к млекопитающим, развиваются независимо. У поздне-триасовых форм, близких к *Ichthyosauria*, как и у *Bauria*, редуцирована перемычка, отделяющая орбиту от височной впадины, редуцирован темянный глаз и образовалось вторичное нёбо, что является приспособлением к дыханию во время еды. Рептилийные признаки сохраняются только в строении нижней челюсти, состоящей из нескольких костей.

Некоторых представителей поздних терапсидных рептилий (*Dromatherium*) Грегори включал в класс млекопитающих, потому что нижняя челюсть, по которой описана эта форма, состоит только из *dentale*. Рёмер однако считает, что ширина заднего края кости указывает на участие в образовании нижней челюсти других костей, и на этом основании, хотя зубы *Dromatherium* и *Microconodon* очень близки к зубам млекопитающих,—они состоят из 3 резцов, 1 клыка и 10 коренных — он относит эти виды к рептилиям.

Таким образом, непосредственных предков млекопитающих мы еще не знаем, но можем считать доказанным, что они произошли в триасе от какой-то группы терапсидных рептилий.

Рёмер подчеркивает, что млекопитающие представляют собой прямой путь прогрессивного развития терапсидных рептилий как мелких подвижных хищников. Эта подвижность потребовала более энергичного обмена веществ, что и было достигнуто путем прогрессивной эволюции сердца, превратившегося в четырехкамерное, легких и образования нового механизма дыхания в связи с развитием диафрагмы. С этими прогрессивными изменениями очевидно связано изменение строения кровяных телец и почек.

Невольно напрашивается мысль, что типичное для синансидных рептилий строение височной области, где прикрепляются жевательные мускулы, по всей вероятности было связано с образованием гетеродонтности. Прогресс в питании был условием повышения обмена веществ. Терапсидные формы, как и динозавры, были формами подвижными, о чем свидетельствует и изменение положения конечностей.

В то время как ветвь млекопитающих достигла большей подвижности путем повышения общей жизнедеятельности организма, у динозавров способность к быстрому передвижению была достигнута переходом к бегу на двух ногах. Они пошли по пути идиоадаптации, тогда как предки млекопитающих, оставаясь четвероногими, эволюционировали по способу ароморфоза.

То, что млекопитающие приобрели свои прогрессивные признаки уже в триасе, видно на родословном дереве Рёмера. Древнейшие настоящие млекопитающие из подкласса *Allotheria* существовали в триасе. Хотя представителей других подклассов в эту эпоху не найдено, но строение современных однопроходных, плацентарных и

сумчатых (подкласс *Prototheria* и подкласс *Theria*) заставляет нас принять, что они уже в триасе существовали как обособленные от *Allotheria* группы. В самом деле, эмбриональные зубы утконоса не могут быть по современным взглядам произведены из зубов *Multituberculata*, так же, как и зубы тритуберкулярного типа. Плечевой пояс ехидны и утконоса носит несомненно примитивный рептилийный характер, приближающий их к *Cinodontia*. В то же время по строению волосяного покрова кожи и желез, мозга, сердца, диафрагмы и т. д. *Monotremata* — несомненные млекопитающие. Мы должны или предположить, что все эти системы органов развились независимо в каждом подклассе, или признать, что они были у общих триасовых предков класса.

Бреслау нашел, что инкубаторий ехидны развит как орган насиживания, что предполагает теплокровность уже в эту отдаленную эпоху истории класса. Таким образом, мы приходим к выводу, что млекопитающие получили свои типичные прогрессивные признаки, которые А. Н. Северцов приводит как примеры ароморфозов в ту же эпоху, когда образовались рептилии, доминировавшие в мезозойскую эру.

Млекопитающие — сверстники рептилий, они существовали одновременно и не были угнетенной группой, так как динозавры достигли расцвета в более позднюю эпоху. Рёмер объясняет малочисленность находок млекопитающих в мезозое тем, что их тонкие кости плохо сохранялись и сохранившиеся остатки их очень трудно найти при раскопках в породе.

Описание предка современных сумчатых и плацентарных, данное Осборном в «Age of Mammals» (47), сохранило свою силу и теперь. Мезозойские млекопитающие были мелкими полуназемными, полудревесными формами с относительно большим количеством зубов разного строения. Из мезозоя известно несколько групп, различающихся по строению зубного аппарата. Наиболее древними были *Multituberculata* [*allotheria*], существовавшие от триаса до палеоцена. Это были растительноядные формы, по строению зубов напоминавшие грызунов; некоторые достигали относительно крупной величины, палеоценовый *Taeniolabis* (*Polimastodon*) был ростом с бобра.

Эта ветвь следовательно успешно выдерживала борьбу за существование с рептилиями на протяжении всего мезозоя.

Другие мезозойские млекопитающие принадлежат к группам *Triconodontia*, *Symmetrodontia* и *Pantotheria* (*Trituberculata*).

Вопрос о систематических отношениях этих групп решается отношением авторов к тритуберкулярной теории Осборна. В настоящее время отрицается вращение боковых вершин зуба, которое предполагал Осборн, производя от них зуб тритуберкулярного типа. Тем самым *Triconodontia* исключаются из предков *Theria*.

Подкласс *Theria* делится Симпсоном на три инфракласса. Первый из них *Pantotheria* считается родоначальником двух других. Он состоит из двух отрядов, из которых *Symmetrodontia* вымерли, повидимому, в начале мела; отряд *Pantotheria* (*Trituberculata* Osbornе) считается прямыми предками сумчатых и плацентарных. От них известны только нижние челюсти и зубы, что, конечно, не позволяет более точно определить все их строение. Но большинство авторов считают *Amphitherium* по строению и числу зубов близким к общим предкам обоих высших инфраклассов. Их разделение произошло в меловую эпоху, но, поскольку не найдено ископаемых остатков, точное время разделения установить трудно. Во всяком случае находка плацентарных млекопитающих в Монголии показывает, что в верхнем мелу они уже были разделены. *Deltatheridium* и другие описанные Грегори и Симпсоном формы оказались мелкими хищниками, которые могли быть прямыми предками современных насекомоядных и древнейших креодонтов.

Сопоставляя признаки юрских и меловых млекопитающих с низшими представителями третичных из палеоцена и даже с низшими представителями современных насекомоядных и *Didelphiidae*, нетрудно видеть, что все эти формы меньше различаются между собою, хотя и принадлежат к разным инфраклассам, чем отряды и даже семейства современных и третичных млекопитающих из более поздних слоев. Мезозойская радиация дала очень однородные формы, различия же появились в третичную эпоху. Основные признаки, по которым разделяют сумчатых и плацентарных, это — органы размножения и выкармливания детенышей. Филогенез этих органов был изучен Бреслау, но не обратил на себя достаточного внимания палеонтологов, хотя Вебер полностью принимает результаты его исследований.

Бреслау дает следующий филогенез млечных желез общих предков всех современных млекопитающих. На животе образовалось наседное место, что привело к усиленному кровоснабжению кожи и прогрессивному развитию мерокринных желез, открывавшихся у основания волос. Из этого наседного органа дивергентно развился аппарат однопроходных, с одной стороны, и сумчатых и плацентарных — с другой.

У однопроходных, при их малом числе детенышей, изменение свелось к превращению мерокринных желез в млечные и к образованию железистых участков (*Mammarfelder*), на которых они открываются. Секрет стекает по волоскам и слизывается детенышем. У ехидны прогресс выразился еще в образовании «инкубатория», который раньше считали гомологом сумки *Marsupialia*, но с которым на самом деле он не имеет ничего общего. У утконоса инкубатория нет и сохранилось примитивное состояние млечного аппарата.

В группе *Theria*, в связи с большим количеством детенышей,

железы концентрировались и начали открываться в углублениях кожи, из которых затем образовались соски, причем железы открывались у основания волосков. Дальнейшая эволюция у сумчатых и плацентарных шла дивергентно. У плацентарных максимально закладывается 22 соска, расположенные в два ряда. Волоски редуцируются, млечные железы открываются отдельно, рудименты первичного насасывательного аппарата заметны в виде эмбриональной млечной линии.

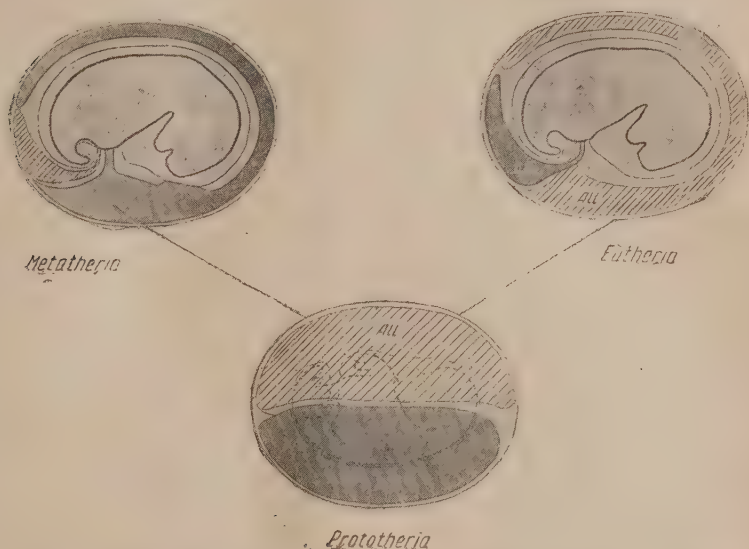
У сумчатых максимальное число млечных желез 25. У разных семейств они расположены и устроены неодинаково. Млечные железы открываются у основания волосков, которые позже выпадают. Первичная закладка этого аппарата соответствует рудиментам наседного органа. Сумчатые приобрели особый орган — сумку (*marsupium*), развивающуюся из складок кожи вокруг каждого соска. Затем эти складки сливаются между собою. Отверстие сумки закрывается особым мускулом. Чрезвычайно интересно, что примитивные представители *Polyprotodontia* (род *Mormosa*) сумки не имеют, а у семейств, которые ею обладают, она устроена по-разному. Это свидетельствует, что прогрессивное развитие сумки происходило на таких стадиях филогенеза, когда основной ствол инфракласса уже распался на отдельные ветви. Позже в этих ветвях происходила редукция числа сосков, которая была связана с понижением плодовитости; в отдельных группах оно достигло разной степени. Наименее плодовиты крупные кенгуру, наиболее плодовиты опоссум и *Dasyuridae*.

Бреслау подчеркивает, что филогенез исследованных им органов полностью подтверждает взгляды Гексли, Бендслея и прочих авторов, изучавших эволюцию класса по другим системам органов, а теперь они подтверждены новой классификацией Симпсона.

К сожалению мы не имеем работ, равноценных работе Бреслау, для филогенеза плаценты. Насколько можно судить, многочисленные попытки использовать плаценту как таксономический признак оказывались неудачными, потому что авторы подходили к вопросу чисто морфологически и недостаточно принимали во внимание функцию органа, что отчасти связано с трудностью исследования. Поэтому мы ограничимся очень кратким рассмотрением этого важного вопроса.

Мезозойские предки современных *Theria* были яйцекладущими. У ехидны развитие зародыша начинается, когда яйцо еще находится в теле матери. Он обладает хорошо развитым аллантоисом (фиг. 8), который является органом эмбрионального дыхания, и желточным мешком. При переходе к живородности зародыш стал проходить в теле матери все больший и больший период развития, и это вызвало утоньшение яйцевых оболочек, рудименты которых найдены у некоторых сумчатых.

Таким образом, при редукции яйцевых оболочек аллантаис и желточный мешок вошли в соприкосновение со стенкой матки. Открылась возможность питания детеныша как через аллантаис, так и через желточный мешок. У плацентарных преимущественным органом питания зародыша делается первый, у сумчатых — второй. В первом случае развивается *Placenta allantoidea*, в другом — *Placenta omphaloidea*. У сумчатых мог принимать участие в развитии питания



Фиг. 8. Схема образования плаценты у млекопитающих, сумчатых и плацентарных. All. — аллантаис, D. S. — желточный мешок

зародыша и аллантаис. Этот орган, обычно развитый на ранних стадиях, на поздних редуцируется. У плацентарных, например у лошади, сначала сильнее развивается желточный мешок, а затем редуцируется и оттесняется от хориона аллантаисом. В этих случаях редуцирующий орган заменяет функцию питания совершенно иной.

Плацентарное питание зародыша в матке осуществляется разными способами. В одних случаях воспринимается лимфоидный транsudат, в других — питание зародыша идет за счет секреции эпителия матки или маточных желез, в третьих — через распадение материнских тканей (лимфатических клеток, эпителиальной или соединительной ткани). В некоторых случаях плод питается за счет экстравазатов крови матери, в других — путем осмоса через стенки сосудов матки и плода при помощи фагоцитарной деятельности эктодермы зародышевого пузыря или через непосредственную связь кровеносных сосудов зародыша с сосудами матки.

При таком разнообразии способов питания, иногда сменяющих друг друга на разных стадиях развития, установление филогенеза плаценты представляет очень большие трудности. Разнообразие в строении плаценты и в способах питания у разных отрядов и даже более мелких групп свидетельствует о том, что прогрессивное развитие плаценты происходило в то время, когда предки этих отрядов в третичную эпоху отделились друг от друга. Следовательно живородность, как и питание молоком в его современных формах, произошло независимо у сумчатых и плацентарных после их отделения от *Pantotheria*, но до начала адаптивной радиации этих групп. Усовершенствование же питания зародышней происходило в третичную эпоху, когда произошло разделение этих групп при их третичной радиации.

Мы имеем следовательно такой порядок появления прогрессивных признаков млекопитающих. В триасе они обособились от рептилий, приобрели свойственное млекопитающим строение конечностей, покровов, органов дыхания, кровообращения и обмена веществ. Тогда же образовался орган вскармливания. В начале мезозоя имела место радиация — образование хищных и растительноядных форм, различающихся строением зубов.

В течение мезозоя происходило формирование зубного аппарата и образование тритуберкулярного зуба при малых изменениях в органах движения. Плацентарные и сумчатые, независимо друг от друга, стались живородящими, и после этого началась их третичная радиация. Вернемся теперь к сравнению плодовитости млекопитающих и рептилий.

Угол оси рассивания этих классов (фиг. 5) показывает, что млекопитающие менее долговечны, чем рептилии, при равном и даже меньшем числе рождаемых детенышей. Это могло произойти только, когда с развитием живородности и кормления детенышей молоком повысилась выживаемость потомства и тем самым увеличился прирост взрослых особей группы. Этот, самый поздний, момент в эволюции плацентарных и сумчатых и был непосредственной причиной их биологического прогресса, определившей третичную радиацию обоих инфраклассов. Адаптивная радиация была обеспечена теми прогрессивными особенностями, которые отчасти появились еще в триасе, отчасти развились в мезозое. Строение конечностей, пригодных для передвижения в самых разнообразных условиях, тритуберкулярные зубы, способные благодаря своей сложной форме приспособляться к самой различной пище, измельчать ее и делать усвояемой для животного, обеспечили возможность расселения во все биологические зоны. Часто говорят, что расцвет млекопитающих начался, когда рептилии вымерли и освободили место, или ищут объяснения их третичной радиации в изменении климатических условий. Едва ли эти факторы обусловили их расцвет.

Находки мезозойских млекопитающих в Европе, Америке и Австралии доказывают, что они были распространены по всему свету. На земле всегда были климатические пояса, — местности с холодным, умеренным и жарким климатом; — поэтому трудно думать, чтобы теплокровность и волосяной покров не был полезен им в зонах, где рептилии не могли по климатическим условиям с ними конкурировать.

Появление покрытосемянных и образование современной флоры произошло в середине меловой эпохи, т. е. за 30 млн. лет до третичной. Следовательно на границе мела и третичной эпохи не было резкого изменения растительности и климата. Поэтому мы считаем причиной адаптивной радиации млекопитающих не изменения внешней среды, а определенные моменты их собственной эволюции, изменившие их взаимоотношения со средой.

А. Н. Северинов в своей работе «Главные направления эволюционного процесса» высказывает предположение, что причиной радиации млекопитающих в начале третичной эпохи были какие-то прогрессивные изменения, повысившие их организацию сравнительно с мезозойскими предками и давшие им победу в борьбе за существование, победу, которой они в предшествующие периоды не могли достигнуть. В действительности у млекопитающих было два периода биологического прогресса. Первый в триасе и юре, когда вымерли *Thegapsida* и их место заняли яйцеоткладывающие млекопитающие *Prototheria*, *Allotheria*, которые благодаря ароморфозам выдержали конкуренцию с динозаврами и, повидимому, распространились очень широко. Второй — в третичный период, когда биологический прогресс был вызван не эволюцией взрослых форм, а эмбрионов. Именно эмбриональные приспособления дали толчок адаптивной радиации, и весьма возможно, что вымирание рептилий, а также яйцеоткладывающих мезозойских млекопитающих из подклассов *Allotheria* и *Prototheria*, объясняется именно конкуренцией с сумчатыми и плацентарными формами, которые, рассеявшись, вытеснили более примитивные группы.

Если мы задумаемся в эволюцию других классов позвоночных, то и там в начале радиации класса найдем появление эмбриональных приспособлений. У птиц насиживание и забота о потомстве повысила выживаемость детенышей относительно рептилий, хотя и в меньшей степени, чем у млекопитающих, а общая организация позволила им заселить самые различные места обитания.

Обычно указывают, что приобретение рептилиями амниона и плотных оболочек яйца позволило им заселить сушу. Это, конечно, верно, но кроме того огромное количество желтка в яйце, сократившее время развития и снизившее смертность детенышей сравнительно с амфибиями, вызвало усиление конкуренции и стимулировало расселение этих форм. Такие приспособления, как роговой покров кожи

воздушное дыхание иного, чем у амфибий, типа, развитие шеи, словом, ряд ароморфозов, которые перечисляет А. Н. Северцов, позволили рептилиям в конце пермской, начале триасовой эпохи выйти на сушу, но стимулом к расселению было все-таки появление эмбриональных приспособлений.

Таким же эмбриональным приспособлением костных рыб можно считать изменение яичников, способных к образованию большого количества икринок при малой затрате сил материнского организма.

У акул мы имеем хорошо защищенные и богатые желтком, но малочисленные яйца. Современные акулы и скаты очень древняя, но в то же время очень широко распространенная группа, приспособившаяся к разнообразным местообитаниям. Некоторые видят причину успешной конкуренции *Elasmobranchia* с костистыми именно в эмбриональных приспособлениях. При ближайшем рассмотрении это оказывается неверным. Если бы взрослые акулы не могли успешно конкурировать с другими рыбами, то, несмотря на малую смертность приплода, которая все же выше смертности взрослых, они бы вымерли. Наоборот, высокое развитие мозга, форма тела, развитие органов чувств сделали их весьма совершенными водными организмами, а эмбриональные приспособления только стимулировали их радиацию.

Можно отметить, что живородность имеет место не только у млекопитающих, но и у рыб, амфибий и рептилий. Однако нельзя сказать, что живородность безногих ящериц или змей способствовала радиации группы. Это станет вполне понятным, если мы вспомним, что общее строение змей с редуцированными конечностями и очень специализированным аппаратом ловли добычи едва ли могло существенно измениться в процессе приспособления к разным стадиям.

Эмбриональные приспособления только тогда вызывают большую радиацию, когда они появляются у животных, прошедших путь ароморфоза и обладающих более или менее универсальными приспособлениями, позволяющими заселить и приспособиться к обитанию в различных стадиях.

Таким образом, мы приходим к выводу, что биологический прогресс достигается путем ароморфоза, идиоадаптации и эмбриональных приспособлений. Но значение их для дальнейшей эволюции группы не одинаково. Ароморфозы являются приспособлениями универсального типа. Они дают возможность наиболее широкого морфофизиологического прогресса. Идиоадаптации суживают возможности дальнейшей радиации в меру распространения в природе того условия, к которому они относятся.

Можно установить ряд градаций универсальности идиоадаптаций. Эмбриональные приспособления, не затрагивающие адаптаций взрослых организмов, так же как и ароморфозы, носят универсальный характер, но, изменяя коэффициент естественного прироста взрос-

лых, они оказываются наиболее мощным стимулом адаптивной радиации. Вопрос об эмбриональных приспособлениях мало разработан, но, повидимому, среди них можно различить те же типы приспособлений, т. е. эмбриоароморфозы и эмбриоидиадаптации. Живородность и питание молоком матери по характеру могли бы быть названы эмбриональными ароморфозами. В тех случаях, когда группа пошла по пути прогрессивной эволюции — приобрела ароморфозы взрослых, а затем эмбриональные приспособления аналогичного характера, имеет место, как у млекопитающих, огромная пертурбация в ходе эволюции. Не только образуются новые формы, заселяющие весь земной шар, но и ускоряется самый ход эволюционного процесса.

Если мы сопоставим длительность мезозоя, в течение которого протекала эволюция древних млекопитающих, и длительность третичной эпохи, когда они достигли расцвета, то убедимся, что скорость эволюции не одинакова.

От появления первых млекопитающих в триасе до третичной эпохи прошло 200—300 млн. лет, а от начала третичной эпохи до современности — всего 40—60 млн. лет.

Различные авторы оценивают длительность этих эпох неодинаково, но разница в продолжительности мезозоя и третичной эпохи признается всеми.

По своему строению триасовые, а тем более юрские млекопитающие могли приспособиться ко всем станциям и уже в мезозое образовать те отряды, которые произошли от них в палеоцене и эоцене. Между тем до начала этой радиации протекла часть юрской и вся меловая эпоха, которую акад. А. И. Павлов считал вдвое более длительной, чем третичную.

Адаптивная радиация млекопитающих началась в палеоцене, и в миоцене образовались современные роды и семейства, которые в несколько обедненном количестве составляют современную фауну. Значит, для того чтобы млекопитающие могли заселить сушу, воду и воздух, потребовалось около 20—25 млн. лет. Мезозойские рептилии также образовали формы, заселившие воздух, сушу и воду. Основные группы этого класса достигли расцвета в юре. Следовательно с начала мезозоя им потребовалось для этого 100—150 млн. лет, т. е. в 4—5 раз больший период, чем для млекопитающих. Вопрос о скорости эволюции, конечно, очень сложен. Он требует специальных исследований, но в порядке первого приближения мы можем с достаточной уверенностью сказать, что процесс эволюции млекопитающих по сравнению с яйцекладущими предками, а тем более рептилиями, ускорился. Мы можем искать объяснения этому явлению в большей интенсивности борьбы за существование, о которой судим по быстроте смены поколений. Современные рептилии, в особенности такие

древние группы, как крокодилы и черепахи, оказываются значительно более долговечными, чем млекопитающие. Их физиологическая и экологическая долговечность, конечно, не меньшая, чем у мезозойских диплодоков, бронтозавров или трицератопсов. Она отвечает меньшей интенсивности борьбы и отбора.

С понижением долговечности млекопитающих в третичную эпоху усилилась борьба за существование и ускорился процесс формообразования в строгом соответствии с изменением коэффициентов рождаемости и смертности, которые мы установили.

Помимо интенсивности отбора должно быть принято во внимание и его направление, качественная сторона образующихся адаптаций. Обычно быстроту эволюции связывают с изменчивостью и частотой мутаций. На самом деле вопрос обстоит гораздо сложнее.

Среди современных млекопитающих мы имеем очень примитивные отряды грызунов и насекомоядных, которые лишь в малой степени изменились со времен эоцена, и наряду с ними высокоспециализированные прогрессивные формы копытных и хищных. При огромной плодовитости грызунов и их смертности мы могли бы ждать очень большого количества мутаций, интенсивного отбора и быстрой прогрессивной эволюции. Между тем они изменились в значительно меньшей степени, чем копытные или слоны, гораздо менее плодовитые и с меньшим коэффициентом смертности. Искать объяснения этому явлению надо в условиях борьбы за существование.

В прогрессивных группах имело место повышение стойкости индивидуума, тогда как примитивные формы компенсировали малую устойчивость особи большей плодовитостью. Следовательно мы должны различать приспособления количественные и качественные.

Для эволюционного процесса основное значение приобретает не количество мутаций, но условия борьбы за существование, определяющейся взаимодействием среды и организма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным положением морфобиологической теории А. Н. Северцова является то, что биологический прогресс — победа в борьбе за существование — достигается в результате морфофизиологических изменений, характер которых определяет дальнейшую эволюцию группы.

Как это совершается, остается неясным, пока не известны закономерности, управляющие численностью животных. Проследить эти закономерности можно, сравнивая динамику населения у видов, различающихся своими адаптациями.

Пользуясь статистикой промысловых видов, мы выяснили коэффициенты рождаемости и смертности, а также кривые роста и убыли населения. В настоящей статье мы разобрали два примера.

Статистика аляскинского стада морского котика (*Callorinchus alascanus*) показывает, что прирост населения протекает по экспоненциальной кривой, а убыль поколения по сложной падающей кривой, которая в период достижения половой зрелости переходит в отрицательную экспоненциальную кривую. Это позволяет установить функциональную зависимость между продолжительностью жизни поколения — видовой долговечностью T — и коэффициентом смертности — K .

Ход возрастной кривой котиков позволил сделать вывод, что полигамия и развитие вторичнополовых признаков самцов, большой рост и поздняя половая зрелость обязаны повышению смертности при драках за самку. Смертность самцов до брачного возраста равна 12—13% в год. С наступлением брачного возраста она повышается до 30%. Дополнительная смертность создает такие условия полигамии, так как самцов оказывается меньше, чем самок.

На примере мышевидных грызунов мы выяснили роль факторов индивидуальной массовой гибели (эпидемических заболеваний и стихийных причин), повторяющихся периодически.

Индивидуальная смертность, вызванная в основном взаимоотношениями плотоядных и растительноядных животных, не останавливает прироста стада обоих видов.

Растительноядные размножаются в геометрической прогрессии, пока не наступит климатическая депрессия или численность вида достигнет плотности, при которой развивается эпидемия. После этого вид опять начинает размножаться до следующего падежа. Так как эпидемии связаны с большой плотностью населения, облегчающей перенос и распространение заразы, то для каждого вида имеется свой предел размножения стада. Эпидемии прекращаются, когда население настолько разрежено, что прерывается контакт между способными к заболеванию особями и распространителями заразы. Этим устанавливается нижний предел плотности населения. Тем самым создаются условия волнообразных колебаний численности вида между минимумом и максимумом, причем длина волны определяется плодовитостью вида и коэффициентом его индивидуальной смертности.

Понижение индивидуальной смертности ускоряет нарастание численности и усиливает частоту эпидемий; повышение делает их более редкими. Стихийные депрессии губят население независимо от плотности, поэтому слишком большое повышение индивидуальной смертности может привести вид к вымиранию, так как он не сможет восстановить свою численность между двумя стихийными депрессиями.

Каждый вид связан с определенным местообитанием и не может из него выйти, потому что за пределами этого местообитания смертность выше естественного прироста.

Снижение смертности достигается образованием новых аромор-

фозов или идиоадаптацией в той станции, к которой вид приспособлен.

Так как получивший новое приспособление вид заселяет ограниченное пространство и продолжает размножаться, то снижение смертности населения вызывает увеличение его плотности, что усиливает конкуренцию между особями. Это усиление конкуренции стимулирует расселение вида, и он закрепляется в тех местообитаниях, в которых новое приспособление уравнивает неблагоприятные условия. Эти условия изменяют направление отбора и приводят к образованию подчиненных таксономических единиц.

Таким образом, достигается второй признак биологического прогресса, указанный А. Н. Северцовым, — расширение ареала и образование новых таксономических групп.

Если вновь приобретенные адаптации не дают возможности расселения, то снижение смертности увеличивает плотность населения, не усиливая гибели, но ухудшая условия существования каждой особи. Более плодовитые генотипически самки тратят больше сил на произведение потомства и оказываются в менее выгодных условиях. Благодаря этому отбираются менее плодовитые самки, и общая продуктивность вида уменьшается. Кроме того такие формы, как млекопитающие и птицы, тратят много сил на воспитание детей. При повышении плотности населения повышается трудность выкармливания, и малый приплод выживает лучше. Это приводит к понижению плодовитости вида при повышающейся долговечности.

Математически эту зависимость можно выразить так: численность поколения ε складывается из числа рожденных минус число погибших до возраста половой зрелости: $\varepsilon = r - m$. Если $-k$ есть коэффициент убыли $d\varepsilon$ в малый промежуток времени dt , мы можем написать $\frac{d\varepsilon}{dt} = \varepsilon(-k)$, интегрируя, получаем $\varepsilon_t = \varepsilon_0 e^{-k \cdot t}$.

Условимся, что поколение вымерло, когда от него осталась одна особь, тогда $\varepsilon_t = 1$; перенося ε_0 в левую часть и логарифмируя, на-

пишем $\lg \frac{1}{\varepsilon_0} = t \lg -k$ или $\lg \frac{1}{\varepsilon - k} = T$.

При уменьшении $\lg -k$, T возрастает обратно пропорционально. При ежегодных приростах стада и ограниченной емкости пространства, которое вид может заселить, для осуществления вновь приобретенной долговечности необходимо, чтобы $\lg \varepsilon$ (т. е. величина ежегодного прироста) уменьшалась пропорционально возрастанию T .

В действительности дело обстоит сложнее. Численность каждого вида флуктуирует между минимальной и максимальной плотностью населения. Увеличение долговечности ускоряет нарастание стада и тем самым частоту падежей. Это учащение способствует отбору

иммунных особей и следовательно повышает минимальную плотность населения. Послеэпизоотийная плотность N_0 стремится к N_t , и отношение $\frac{N_t}{N_0}$ стремится к единице.

Соответственно учащаются пики максимальных предэпизоотийных плотностей, и эта конкуренция снижает плодовитость стада пропорционально уменьшению $\lg \frac{N_t}{N_0}$.

Таким образом, в результате прогрессивной эволюции плодовитость снижается под влиянием двух факторов: 1) повышения долговечности особи T и 2) понижения интенсивности падежей. Это приводит к снижению высоты и увеличению длины волны.

При обратном процессе — повышении интенсивности борьбы за существование — долговечность особей снижается, а плодовитость возрастает по тому же закону. Мы его вывели на основании наблюдений, протекающих в населении видов, различающихся своей долговечностью и плодовитостью. Если при прогрессивной эволюции изменение смертности и плодовитости протекало по этому закону, то виды должны располагаться в ряды повышающейся долговечности и понижающейся плодовитости, согласно уравнению $\frac{\lg v}{\lg \epsilon} = T$.

Откладывая по ординате долговечность видов T , известную по определениям возраста в природе или по наблюдениям в неволе, а по ординате логарифмы показателя видовой плодовитости $\lg q$, мы построили корреляционные ряды млекопитающих, птиц, рептилий и рыб.

Анализ этих рядов позволяет подметить и установить следующие закономерности. В пределах каждого класса имеет место процесс прогрессивной эволюции, при которой долговечность возрастает, а плодовитость падает.

При равной долговечности виды обладают одинаковой плодовитостью, если у них одинаков коэффициент смертности приплода. Смертность приплода у хищников выше, чем у растительноядных той же долговечности.

Индивидуальная гибель растительноядных зависит от многих причин, в том числе и от данного вида хищников. Гибель хищников, насколько можно судить, обуславливается преимущественно голодом.

Ловля добычи требует от хищника большого напряжения, и всякое незначительное повреждение может оказаться для него гибельным. Смертность молодняка, не приобретшего полной крепости, значительно выше, чем смертность взрослых; поэтому прирост производителей определяется выживанием молодняка. Убыль приплода растительноядных снижает добычу хищников.

Снижение успешности охоты пропорционально произведению численности обоих видов в каждый данный момент. Так как описанные условия являются постоянным следствием отношений хищных и растительноядных видов, то хищные должны обладать большей плодовитостью, чем растительноядные равной долговечности. Это отражается на положении хищных в корреляционных рядах.

Грызуны в ряду млекопитающих занимают место наиболее плодовитых и недолговечных форм. Это положение является несомненно вторичным. Редукция сосков до 4—5 пар показывает, что их предки переживали период повышения долговечности и уменьшения плодовитости. Их современная плодовитость достигнута в соответствии с законом Долло не путем увеличения числа детенышей в помете, но путем повышения числа пометов и понижением возраста половой зрелости. Правильное положение грызунов относительно других животных в корреляционном ряду показывает, что закон изменения долговечности обратно пропорционален логарифму показателя плодовитости и справедлив как при биологическом прогрессе, так и при регрессе.

Пайденные закономерности борьбы за существование мы сопоставили с филогенезом млекопитающих. Анализ появления прогрессивных признаков этого класса, на основании современных палеонтологических и сравнительно-анатомических данных, показал, что ароморфозы млекопитающих образовались в триасе, а органы размножения, живородность и строение млечных желез приобретены сумчатыми и плацентарными независимо, после разделения этих инфраклассов в меловую эпоху. Различия в строении плаценты, млечных желез и сумки *Marsupialia* указывают, что прогрессивное развитие этих органов имело место в конце меловой, начале третичной эпохи, когда, по данным палеонтологии, предки современных отрядов уже разделились.

Следовательно млекопитающие пережили две эпохи биологического прогресса. Первая началась в триасе, одновременно с радиацией динозавров, и была вызвана ароморфозами. Вторая только в подклассе *Theria* в конце мела и вызвана эмбриональными приспособлениями. Вторая радиация была более мощной. Это объясняется тем, что эмбриональные приспособления появились у форм, уже обладавших не только ароморфозами в строении внутренних органов и покровов, но зубами и конечностями, способными адаптироваться к самым разнообразным условиям среды.

Анализ филогенеза показал справедливость основной идеи А. Н. Северцова, что ароморфозы вызывают биологический прогресс, но такое значение имеют также идиоадаптации и эмбриональные приспособления. Наиболее мощная радиация возникает, когда совпадают ароморфозы и эмбриональные приспособления.

Интенсивность борьбы за существование может быть измерена коэффициентом смертности и, как производной этой величины, долговечностью животных. Сравнение долговечности рептилий и млекопитающих показывает, что интенсивность борьбы за существование у последних выше в третичную эпоху, чем в мезозое, когда были только яйцекладущие формы. Естественно думать, что интенсивность отбора пропорциональна интенсивности борьбы за существование.

Поэтому мы можем сделать вывод, что быстрота эволюции млекопитающих, с которой они завоевали сушу, воду и воздух в течение третичной эпохи (в основном это завоевание закончилось к миоцену и потребовало 20—25 млн. лет), и быстрота эволюции рептилий, которым потребовалось на это около 100—150 млн. лет (от начала триаса до юры), объясняется большей интенсивностью борьбы за существование, обусловленной живородностью и повышенной жизнедеятельностью млекопитающих.

Произведенное исследование приводит к очень важному выводу, проверенному как путем сопоставления динамики стада современных животных, так и филогенетическими исследованиями, что борьба за существование, как указывал Дарвин, является основным фактором эволюции. Не принимая во внимание этого фактора, нельзя составить правильного понятия о жизни животных и сделать практические выводы. Интенсивность и формы борьбы за существование определяются адаптациями, которые слагаются в результате действия естественного отбора. Борьба за существование подчинена строгому математическому закону, определяющему значение каждого адаптивного изменения организма.

На основе филогенетических и экологических исследований мы через 75 лет после появления работ Дарвина возвращаемся к его основным идеям.

Институт эволюционной морфологии и палеозоологии

им. акад. А. Н. Северцова.

Академия Наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Abel O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart, 1912.
2. Abel O., Die Stämme der Wirbeltiere, Berlin — Leipzig, 1914.
3. Баранов Ф., Известия отдела рыболовства, т. I, в. 1, 1917.
4. Bendsley A., On the Evolution of the Australian Marsupialia, Transact. Linn. Soc., 2 ser., v. IX, London, 1903.
5. Бойцов Л. В., Котиковое хозяйство, Внешторгиздат, Москва, 1934.
6. Bower W. T., Department of Commerce Bureau of Fisheries, Alaska. Fishery and Fur Seal Industries in 1919—1932.
7. Bresslau E., Die Entwicklung des Mamarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetiere, 1912. Zoologische Forschungen in Australien von prof. Dr. R. Semon, Bd. IV, Jena, 1897—1912.

8. Bresslau E., Zs. f. Morphologie und Antropol., IV, 1902.
9. Chapman R. N., Animal Ecology, with a Special Reference to Insects, New-York a. London, 1931.
10. Elliott H. W., Report of Pribiloff Group, or Seal Island of Alaska.
11. Ефремов, Природа, № 1, 1936.
12. Elton Ch., Brith. Journ. of Exp. Biol., v. II, 1924.
13. Elton Ch., Animal Ecology, London, 1927.
14. Elton Ch., Journ. Hygiene, v. XXXI, 1931.
15. Elton Ch., Davis D. H. a. Findlay G. M., Animal Ecology, v. 4, N. 2.
16. Elton Ch., Ford E., Baker, Proc. Zool. Soc. of London, 3, 1931.
17. Формозов А. Н., Труды Зоологического Ин-та Академии Наук СССР.
18. Формозов А. Н., Зоологический журнал, т. 13, в. 4—20.
19. Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, Москва, 1935.
20. Flynn T. Thomson, Proc. Linnean. Soc. N. S. W. XLVII, 192, 541—544.
21. Findlay G. a. Middellton A. D., Animal Ecology, v. 3, N. 2, 1934.
22. Филатов Д. П., Отчет о поездке летом 1913 г. на Командорские острова.
23. Fritschek, Anat. Anzeiger, 64, 1927.
24. Gause, The Struggle for the Existence, Baltimore, 1934.
25. Gregory W. K., The Orders of Mammals.
26. Mayor Greenwood F. K. S., Epidemiology. Historical and Experimental, Baltimore, 1932.
27. Hewitt G. G., The Conservation of the Wild Life of Canada, New York, 1926.
28. Hesse R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena, 1924.
29. Huxley T. H., Proc. Zool. Soc., London, 1880.
30. Гребницкий Н. А., Вестник рыбной промышленности, № 5, 1902.
31. Изотів Г. П., Матеріали до порайонного вивчення дрібних звірів та птахів, що ними живляться, в. 1, 93, 1932.
32. Jordan St., The Fur Seals and Fur Seal Islands of North Pacific Ocean, p. I, II, III.
33. Калабухов Н. И., Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. Обз. лит. Зоологич. журнал, т. XIV, в. 2, 1935.
34. Калабухов Н. И., Известия Ин-та Микробиологии в г. Ростове н/Д., в. 9, 1929.
35. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Вестник Микробиологии, т. XIII, в. 3, 1934.
36. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Вестник Микробиологии и Эпидемиологии, т. XII, № 1, 47, 1933.
37. Кашкаров, Среда и сообщество, 1933.
38. Korschelt E., Lebensdauer, Altern und Tod, Jena, 1924.
39. Lotka A. J., Théorie analytique des associations biologiques, I partie, Ac. scient. industr., 1934.
40. Middellton, Cycles in the Number of British Joles G. Ecology, v. XVIII, N. 1, 1930.
41. Mitchell C. B., Proc. Zool. Soc., London, 1911.
42. Морозов Г. Ф., Учение о лесе, 4-е изд., Ленинград, 1926.
43. Наумов Н. П., Ученые Записки МГУ, в. 2.
44. Наумов Н. П., Сборник по экологии белки, Москва, 1924.
45. Наумов Н. П., Бюллетень НИИЗ МГУ, № 3, 1936.
46. Наумов Н. П., Защита растений, № 7, 1935.
47. Osborn H. F., The Age of Mammals in Europe, Asia and North America, 1910.
48. Pearl R., The quarterly Biology, of Reviewv. 10, N. 1, March 1935.

49. Pearl R., Rate of living, New York, 1928.
50. Preeble, Biological Survey of the Pribiloff Islands Alaska. North American fauna. N. 46 U. S. Bureau of Biological Survey, Washington, 104, 1923.
51. Römer S. H., Vertebrate Paleontology, Chicago — Illinois, 1933.
52. Rörig und Knoche, Arb. aus der Kaiserl. Biol. Anstalt für Land und Forstwirtschaft, Bd. IX, H. 3, 1916.
53. Sewertzoff A. N., Revue Zoologique Russe, t. II, livre 3—4, 1917.
54. Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Госиздат РСФСР, Берлин, 1921.
55. Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса, Биомедгиз, 1934.
56. Sewertzoff A. N., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena, 1931.
57. Sewertzoff S. A., Biol. Zentralbl., Bd. 54, H. 7/8, 1934.
58. Северцов С. А., Известия Академии Наук СССР, 1930.
59. Северцов С. А., Известия Академии Наук СССР, ОМОН, № 7, 1933.
60. Северцов С. А., Зоологический журнал, т. XIV, в. 2, 1935.
61. Simpson, A Catalogue of the Mesozoic Mammalia, London, 1928.
62. Schiemenz, Über Schwarmbildung von unseren Süßwasserfischen, Fischerzeitung, 1904.
63. Schiemenz, Betrachtung über die natürliche Ernährung unserer Teichfische, Deutsch. Fischerzeitung, 1907.
64. Schiemenz, Die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische, Deutsch. Fischerzeitung, 1905.
65. Schmidt, Zur Lebensdauer der Tiere in der Gefangenschaft, 1878.
66. Seton, The arctic prairies, London, 1920.
67. Смирнов Н. А., Известия Отделения Прикладной Иктиологии, т. VIII, 1928.
68. Stejneger L., Fur Seal Industry of the Commander Islands. 1897—1922.
69. Stral Hans, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Herausg. Oskar Hertwig, 1906.
70. Суворов Е. К., Командорские острова и пушной промысел на них, изд. Департамента земледелия, СПб, 1912.
71. Сукачев В. Н., Дендрология с основами геоботаники, Гостехиздат, 1934.
72. Сукачев В. Н., Растительные сообщества, Ленинград, 4-е изд., 1928.
73. Свириденко В. А., Труды по защите растений, серия IV, в. 3, Ленинград, 1934.
74. Thomson G. M., The Naturalisation of Animals and Plants in Newzealand, Cambridge, 1922.
75. Topley W., Three Milroy Lectures on Experimental Epidemiology, Lancet, v. 6/13 and XX—64, 1926.
76. Weismann A., Über die Dauer des Lebens, Jena, 1882.
77. Weber M., Die Säugetiere, 2-te Auflage, Jena, G. Fischer, 1927.
78. Виноградов, Периодические массовые размножения мышевидных грызунов в СССР, Визра, Ленинград, 1934.
79. Wilson E. B., Empiricism and rationalism Science, N. 1646, 1926.
80. Volterra V., Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie, Paris, 1931.
81. Volterra V. et Umberto d'Ancona, Les Associations biologiques au point de vue mathématique, Paris, 1935.
82. Чугунов, Известия Астраханской Рыбной Станции, т. VI, № 4, 1928.

S. A. SEWERTZOFF. MORPHOLOGISCHER PROGRESS UND KAMPF UMS DASEIN.

ZUSAMMENFASSUNG

Die morphobiologische Theorie des Akademikers A. N. Sewertzoff verbindet das Auftreten neuer adaptiver Merkmale in der Phylogenese der Tiere mit den Veränderungen der äusseren Bedingungen. Sie unterscheidet den biologischen Progress und Regress vom morphologischen und stellt den ersteren als unmittelbare Folge des letzteren hin. Der biologische Progress äussert sich: 1) in der Vergrösserung der Zahl der Individuen, 2) der Vergrösserung des Verbreitungsareals, 3) dem Zerfalle der Mutterart in untergeordnete systematische Gruppen (Unterarten, dann Töchterarten u. s. w.).

Im Lichte dieser Theorie ist die rein morphologische Untersuchung zum Verständnis des Evolutionsprozesses unzureichend, und sie muss durch die Forschung des Kampfes ums Dasein in der Natur bei verschiedenen Formen ergänzt werden. Eine solche vergleichend biologische Untersuchung der Formen, die sich durch ihre Anpassungseigenschaften unterscheiden, kann uns zur Feststellung morphobiologischer Gesetzmässigkeiten der Evolution führen. Das Studium dieser Probleme ist die Aufgabe der Evolutionsbiologie, die die Phylogenie und Ökologie der Tiere synthetisch zu behandeln hat. Die moderne Ökologie steht fern von den Evolutionsfragen. Selbst die in den letzten Jahren erschienenen speziellen Untersuchungen der Mathematiker (Volterra, Lotka, Gause) betrachten die Gesetzmässigkeiten des Kampfes ums Dasein entweder theoretisch oder experimentell im Laboratorium ohne Untersuchung der realen Formen des Kampfes in der Natur. Sie verbinden sie nicht mit den Problemen der Evolution und der Adaptiogenese.

Beim Studium evolutionsbiologischer Probleme sammeln wir seit mehreren Jahren möglichst umfangreiches vergleichendes Material über die Fruchtbarkeit, Lebensdauer und Sterblichkeit im Zusammenhang mit dem Alter und der Bevölkerungsdynamik der wilden Säugetiere, Vögel, Reptilien und Fische. Diese Untersuchungen führten uns zu folgenden Ergebnissen:

a) Jede Art besitzt innerhalb der Grenzen ihres Biotops und der Biozönose spezifische Sterblichkeitskoeffizienten im Kampfe ums Dasein. Die Art kann nicht die Grenzen ihres Wohnortes überschreiten, da ausserhalb derselben die Sterblichkeit grösser ist als der natürliche Zuwachs.

b) Im Zusammenhang mit den Schwankungen der äusseren Bedingungen bleibt die Bevölkerungsdichte der Art nicht unverändert sondern schwankt wellenartig. Die Vermehrung einer Herde folgt einer positiven Exponentialkurve. Die Abnahme der Generation, die die Geschlechtsreife erhalten hat, verläuft nach einer negativen Exponentialkurve.

Die Abnahme der Jugendtiere geht nach einer komplizierteren Kurve, die gegen Ende der Ontogenese in eine Exponentialkurve übergeht.

c) Es lassen sich einige Kurventypen der Bevölkerungsdynamik aussondern, die mit den grundlegenden ökologischen Besonderheiten der Art verbunden sind. Die Kurven der Arten mit ständigen Nahrungsquellen und die mit wechselnden haben verschiedenen Charakter.

d) Die Jungtiersterblichkeit kann mit den Hauptmomenten der Ernährung (Raubtier oder Pflanzenfresser) und mit den embryonalen Anpassungen (Oviparität, Viviparität, Schutz, Anpassungen für Laich u. s. w.) in Verbindung gebracht werden.

Aus den Einwirkungen der Umgebung auf die Bevölkerungszahl müssen folgende Hauptkategorien für die Ursachen der Elimination aufgezählt werden.

a) Individuelle Elimination durch Raubtiere und nichtansteckende Krankheiten; b) periodisches Massensterben durch Naturgewalten und Hungersnöte, die durch periodische Schwankungen des Klimas verursacht worden sind; c) Massensterben durch ansteckende Krankheiten, das mit der Vermehrung der Bevölkerung verbunden ist. Diese Eliminationskategorien stehen untereinander im Widerstreit, und die Zahlstärke der Art wird durch ihre Wechselwirkung bestimmt.

Zwischen dem Sterblichkeitskoeffizienten der Art im Kampf ums Dasein und der Artwiderstandsfähigkeit des Individuums besteht ein bestimmter mathematischer Zusammenhang.

Die Analyse der Differentialgleichung (1) der Absterbungskurve der Generation ε (Abb. 4)

$$\frac{d\varepsilon}{dt} = \varepsilon (-K),$$

wo $d\varepsilon$ die Abnahme der Generation ε in der Zeit dt bedeutet und $\frac{d\varepsilon}{dt}$ der Grösse ε und K proportional ist, erlaubt die funktionelle Beziehung zwischen t und den Koeffizienten K festzustellen. Wenn K der Sterblichkeitskoeffizient in eine Zeiteinheit dt ist, so wird t der Zeitabschnitt, in welchem die Generation ε nach der absteigenden Exponentialkurve absterben wird. Es ist leicht zu sehen, dass der Zeitabschnitt t der Limit der Artlebensdauer ist und für jeden beliebigen K sowie auch für die Konstante ε_0 eindeutig ist.

Jede neue morphophysiologische Anpassung der Art in ökologischer Hinsicht äussert sich als Verminderung des Sterblichkeitskoeffizienten K . Diese Verminderung ist proportional der Gültigkeit dieser Anpassung. Dadurch wird bei progressiver Evolution der phlogenetische Stamm immer langlebiger.

Da bei konstanter Fruchtbarkeit die Bevölkerungszahl steigt, so wird die Konkurrenz auch steigen, und die Masse der Lebensgüter, die auf jedes einzelne Individuum entfällt, nimmt ab.

Dadurch wird die natürliche Auslese die Artfruchtbarkeit vermindern und in der Gleichung (1) die Grösse ε eine logarithmische Funktion der Lebensdauer T sein.

Dass in der Evolution tatsächlich dieser Prozess stattfindet, ist durch die Korrelationstafeln geprüft, die wir für Säuger, Vögel, Reptilien und Fische aufgestellt haben (Abb. 5,6). So kann das Gesetz formuliert werden: die Fruchtbarkeit der Tiere wird bei progressiver morphophysiologischer Evolution vermindert, dagegen steigt sie bei regressiver Evolution, als die logarithmische Funktion der Lebensdauer.

Bei progressiver Evolution der Gruppe erhöht sich die Artwiderstandsfähigkeit, nimmt die Amplitude des Massenwechsels der Artbevölkerung ab, wie es im Schema der Tafel 2 abgebildet ist. So kommt es vor, dass Konkurrenz und direkter Kampf ums Dasein antagonistisch wirken.

Die Analyse der Reihen im Zusammenhang mit der Phylogenese der Amniota und Fische führt zu folgenden Schlüssen:

a) In jeder Klasse, Ordnung oder Familie findet ein Prozess des morphophysiologischen Progresses statt. Die embryonalen Anpassungen, die die Lebensnorm der Nachzucht erhöhen, verstärken die Intensität des Kampfes ums Dasein, erhöhen die Konkurrenz und führen zu einer adaptiven Radiation der Gruppe. So ist die adaptive Radiation der Säuger im Trias, durch die Erwerbung der Aromorphose, die sie von der Stammform der Reptilien trennt, durch die grosse tertiäre Radiation der Klasse und, schliesslich, durch die Erwerbung der embryonalen, mit Viviparität verbundenen Anpassungen zu erklären (Abb. 7).

Die viel kleineren Koeffizienten der Jugendsterblichkeit der Säuger als die der Vögel und Reptilien weisen darauf hin, dass bei den ersteren die Intensität des Kampfes ums Dasein stärker als bei den Reptilien ist. Dies kann vielleicht mit der Dauer der Morphogenese beider Klassen im Mesozoicum und im Tertiär in Zusammenhang gebracht werden.

b) Das Auftreten neuer embryonalen Einrichtungen kann als Grundmoment für die Stimulation der Adaptivradiation aller Klassen der Wirbeltiere gelten, während das Komplex der Aromorphosen und Idioadaptationen, welche sie erwarben, den Umfang der Adaptivradiation bestimmt.

c) Die Idioadaptationen (A. N. Sewertzoff) stimulieren die Adaptivradiation in geringerem Umfange als Aromorphose und Embryonaladaptation (Radiation der Ordnungen, Familien und anderen niederen systematischen Kategorien).

Die Korrelationstabellen der Lebensdauer und Fruchtbarkeit gestatten in Abhängigkeit von der Stelle der Art in der Korrelationsreihe die Fruchtbarkeit oder Sterblichkeit der erwachsenen Tiere zu bestimmen, was für mehrere Fragen der Volkswirtschaft wichtig ist.

А. А. МАШКОВЦЕВ

СМЕНА ЭНДОГЕННЫХ И ЭКЗОГЕННЫХ ФАКТОРОВ
ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ

(Эволюция онтогенеза)

В работе обращено особое внимание на изучение двух основных этапов онтогенеза — «дофункционального» и «функционального».

Изучено развитие следующих органов: легкое амфибий и рептилий, наружные жабры амфибий, пронефрос и мезонефрос и глаз.

Анализируя материал, автор приходит к выводу, что в филогенезе постепенно падает морфогенная роль функции и повышается морфогенная роль химических веществ внутренней среды организма; происходит все большая и большая эмансипация развития органов от внешних факторов и от функции, происходит все большая и большая автоматизация эмбрионального процесса.

Все сравнительные морфологи конца XVIII и начала XIX века, включая сюда и немецких натурфилософов (Окен, Гёте и др.), были объединены одним стремлением — установить «тип» или типы строения, изучить архитектуру организмов.

Организмы изучались целостно, как некая живая система, где все части взаимно влияли друг на друга, — система, построенная по определенному принципу, по определенному плану.

Поставив перед собой грандиозную задачу познать живую форму, познать ее архитектуру, эти первые крупнейшие морфологи конца XVIII и начала XIX века только наметили основные пути, поставили вехи такого рода исследованиям. Этими морфологами были установлены некоторые основные конструктивные принципы строения животных, как радиальная симметрия типа лучистых, билатеральная симметрия и метамерия типа червей и хордовых и некоторые другие.

Эти первые попытки внести некоторый порядок в многообразие органических форм облегчили работу систематиков, но очень мало продвинули по линии познания живой формы.

Сравнительным анатомам конца XVIII и начала XIX века не удалось глубоко проанализировать и понять причины существования определенных архитектурных организаций, типов животного царства. Неудача была обусловлена тем, что эти исследова-

тели придерживались статического миропонимания, считая, что определенные «типы» животных являются чем-то неизменным, служат отображением в материальном мире некоторых сверхматериальных идей.

Даже философ Гегель (1770—1831), насквозь проникнутый идеей развития и понятием историзма, применял эти взгляды только для сверхчувственного мира, для мира идей, а по отношению к природе считал, что в ней не происходит развития одних форм из других форм, а имеет место лишь одновременное существование различных форм в пространстве. В природе имеются ступени организации, но эти ступени даны в застывшем состоянии и существуют всегда вместе.

Подойдя к живой форме, как к чему-то неизменному и неподвижному, эти первые сравнительные морфологи не смогли разрешить те грандиозные задачи, которые они себе поставили.

Нельзя было познать закономерности и архитектонику живых форм, медленно развившихся на земной поверхности в результате длительной эволюции, нельзя было познать этого сгустка истории при таком чисто статическом подходе.

Живая форма, будучи результатом своего исторического и индивидуального развития во всем своем многообразии, может быть познана только при условии применения исторического метода исследования.

Первый этап истории сравнительной морфологии заканчивается во второй половине XIX века выходом работы Чарльза Дарвина (1859) «Происхождение видов путем естественного подбора», работы, которая окончательно утвердила учение об эволюции органического мира и направила исследования сравнительных морфологов совершенно в другую сторону.

После выхода «Происхождения видов» Дарвина начинается бурное развитие всех биологических наук и в том числе сравнительной морфологии и эмбриологии.

Сравнительная морфология в значительной мере теряет свою самостоятельность, почти перестает заниматься архитектоникой органических форм и анализом законов корреляции и превращается в эволюционную сравнительную анатомию.

Сравнительная эволюционная морфология в основном ставила себе задачей уже не изучение чисто анатомической проблематики, а углубление и закрепление эволюционного учения на морфологическом и эмбриологическом материале.

Это новое направление сравнительной анатомии многие справедливо называют филогенетической сравнительной анатомией, так как работы в основном посвящены либо филогенезу каких-либо групп животных, либо филогенезу систем органов.

В этих филогенетических сравнительно-анатомических работах, опирающихся также еще на эмбриологию и палеонтологию, исследователи пытаются воссоздать во всех деталях морфологическую эволюцию как самих животных, так и их органов.

Главой этого направления можно считать Э. Геккеля и Гегенбара. Морфологи, работающие в этом филогенетическом направлении совместно с палеонтологами, разработали генеалогические древа большинства групп позвоночных животных и построили теорию филогенетического развития основных систем и органов (теория черепа, теория конечностей, теория целома и т. д.).

В этих работах большое участие приняли и русские сравнительные морфологи школы акад. Алексея Николаевича Северцова.

Наряду с этим основным, чисто описательным, «филогенетическим» направлением медленно намечалось другое направление, которое ставило себе задачей проникнуть в закономерности онтогенетического развития и, опираясь на закономерности онтогенеза, подойти к изучению закономерности морфологической эволюции в филогенезе. Наиболее крупными представителями этого направления на Западе являются М. Маршалль, Опель, Ф. Кейбель, Э. Менерт, Франц, а у нас в СССР — акад. А. Н. Северцов.

Это направление, оформившееся в конце XIX века, развилось на фоне критики и углубления биогенетического закона Мюллера-Геккеля, и обычно взгляды и работы большинства вышеперечисленных авторов излагаются в связи с биогенетическим законом. В последнее десятилетие это направление все более выкристаллизовывается, вырабатывает свою собственную методику работы, начинает в очень четкой форме ставить проблему изучения морфологических закономерностей эволюции.

Наиболее ярким представителем этого направления в эволюционной морфологии приходится признать акад. Алексея Николаевича Северцова, который в своей книге «Закономерности эволюционного процесса» (1931) свел в одно целое огромный фактический материал, на основании которого он устанавливает основные закономерности и принципы морфологической эволюции.

Несколько лет тому назад, закончив большое исследование по онтогенезу и филогенезу мочеполовой системы позвоночных животных, мы попытались на основании наших материалов вскрыть закономерности эволюции мочеполовой системы.

Работая над этой задачей, мы скоро убедились, что для разрешения более глубоких закономерностей недостаточно оперировать только классическим методом тройного параллелизма, т. е. методом палеонтологическим, сравнительно-анатомическим и эмбриологическим, но что необходимо еще опереться на «механику развития» — на физиологию и на экологию. Наш материал нам подсказывал, что

особенно много нам должна дать «механика развития», вскрывающая причины онтогенетического развития.

Для нас, работающих над проблемой закономерности морфологической эволюции, механика развития представляет особый интерес потому, что оба направления изучают причины развития: одно — причины и пути развития в филогенезе, другое — в онтогенезе.

Таким образом, нам стало ясно, что назрела необходимость в теснейшем контакте между эволюционными морфологами и «механиками развития».

Принимая биогенетический закон Мюллера-Геккеля, надо было ожидать, что в онтогенетическом развитии ныне живущих форм не только повторяются основные ступени их морфологической эволюции, но что механика индивидуального развития является тоже каким-то отражением пройденного исторического пути; таким образом, изучая сравнительным методом механику индивидуального развития, можно очень много сделать для вскрытия закономерности исторического развития органического мира. Исходя из вышеизложенных соображений, мы и обратились к изучению механики индивидуального развития, но скоро убедились, что как оригинальные работы, так и большие сводки по механике развития очень мало дают для разрешения тех проблем, которые мы себе поставили. Происходит это оттого, что к механике развития до самого последнего времени мало кто подходил с исторических позиций, редко сознательно применялся сравнительный метод исследования и серьезно никем еще не ставилась проблема эволюции способа осуществления (механики развития).

Такое полное отсутствие у «механиков развития» интереса к эволюционным вопросам нашло свое выражение в том, что и сам онтогенез не изучается как некий целостный, протекающий во времени процесс, с точки зрения возрастной этапности; но обычно вырываются отдельные стадии онтогенеза — либо начальные стадии (гастрюляция), либо средние стадии, либо конечные, — которые и изучаются отдельными авторами.

Хорошим примером, иллюстрирующим методику исследования, «механиков развития», являются многочисленные работы по изучению развития глаза.

Работы эти не ставили своей задачей изучить, под влиянием каких факторов развивается глаз и его отдельные части, начиная с момента его первой закладки и кончая его полным развитием, но изучали лишь самые ранние этапы его развития. По преимуществу разрабатывался вопрос о взаимоотношении глазной чашки и линзы, и то лишь на самых ранних стадиях развития.

Каково влияние гормональной системы на развитие глаза, какова роль функций, какое значение имеет свет для развития глаза, — оставалось неизвестным, так как этим мало интересовались.

Вторым примером могут служить работы по изучению развития слухового лабиринта и слуховой капсулы. Многочисленные работы по развитию этого органа и окружающего его скелета тоже касаются только самых первых стадий онтогенеза. Развитие же этих элементов на более поздних стадиях до самого последнего времени еще не исследовано ¹.

Изучение конечностей произведено более точно. Изучались не только самые ранние стадии, но и влияние функции на развитие конечностей и роль эндокринной системы. Эти работы велись однако различными авторами: одни авторы изучали закономерности раннего развития, другие изучали роль функции, третьи — роль гормонов.

По механике развития конечностей имеется несколько хороших сводок, из которых наиболее крупной является книга Вальтера Брандта (1931), но и в ней нет анализа развития конечностей по этапам онтогенеза, а поэтому нет и полной картины развития этого органа.

В то время как некоторые органы изучались на самых ранних стадиях онтогенеза (глаз, ухо, отчасти конечности), другие органы изучались только на поздних стадиях. Примером этих органов могут служить все вторичнополовые признаки (гребни птиц, половые выводящие пути, молочные железы), на которых изучалась морфогенная роль эндокринной системы, т. е. изучался очень поздний этап онтогенеза — этап полового созревания.

Какую роль в развитии этих органов играл функциональный фактор, под влиянием каких факторов эти органы развиваются на самых ранних этапах своего развития, обычно не исследовалось.

Делая общий вывод, можно сказать, что ни для одного органа еще не изучена полностью по этапам «механика его развития», не изучены все факторы, все условия его онтогенеза. Возрастная «механика развития» не привлекла еще пока внимания экспериментальных биологов.

Убедившись в том, что такая «механика развития» очень мало может дать для анализа закономерности эволюционного процесса, мы несколько лет тому назад наметили себе план работ по сравнительной эволюционной механике развития.

Приступая к нашей работе, мы поставили себе задачей проследить механику развития нескольких систем органов на сравнительном материале, начиная с момента закладки органа и кончая его полной дифференцировкой, и старались разбить онтогенез на : тапы на основе выявления ведущих морфогенных факторов эмбрионального развития. Применяя сравнительный метод исследования, мы об-

¹ Сейчас в Институте морфогенеза закончена прекрасная работа Сидорова, ученика д. П. Филатова, в которой впервые развитие лабиринта и его хрящевой капсулы исследовано, начиная с самых ранних стадий и кончая этапом метаморфоза.

ращали наше внимание на отличия в механике развития, стараясь определить, какие соотношения можно считать за первичные, а какие за вторичные. Нами ставилась задача выяснить, как сложились исторически морфогенетические корреляции в ряде онтогенезов, т. е. в филогенезе. Начали мы нашу работу со сравнительного изучения значения основных этапов онтогенеза, установленных Вильямом Ру.

Как известно, основоположник механики развития В. Ру установил три основных этапа онтогенеза.

I этап — самый ранний, характеризуется тем, что органы начинают развиваться под влиянием «внутренних» факторов, лежащих в самом зародыше, иногда в самих развивающихся органах; на этом I этапе органы еще не выполняют своей дефинитивной функции. Это — чисто эмбриональный этап развития.

II этап — органы продолжают развиваться под влиянием «внутренних» факторов, но, начав уже функционировать, целый ряд морфогенетических процессов, происходящих в органах, протекает под влиянием трофического воздействия функции. Под функцией органа В. Ру понимает выполнение органом его дефинитивной функции, т. е. для легкого — дыхания, для мышц — сокращения и т. д.

III этап — органы развиваются под влиянием только одних трофических функциональных раздражителей.

В. Ру много работал над изучением третьего этапа онтогенеза, дав довольно много примеров формирующей роли функции (развитие кровеносных сосудов, мускулатуры, костей). Часть материала, с которым оперировал Ру, взята им из медицинской клинической практики. На основании своих исследований Ру пришел к выводу, что как растениям необходим свет для полного развития своих морфологических признаков, так для животных необходимы функциональные трофические раздражители, под влиянием которых органы заканчивают свое индивидуальное развитие и под влиянием которых морфологические структуры поддерживаются в течение жизни организма. Наметив ясную и четкую программу работ по механике развития, сам автор и его последователи не пошли по правильно намеченному пути исследования. Не было поставлено специальных планомерных исследований по механике развития, охватывающих все три этапа онтогенеза, не было попыток разрешить, какие структуры у данного организма возникают под влиянием эндогенных, а какие — под влиянием экзогенных факторов. Не ставился авторами и вопрос о взаимоотношении двух типов структур организма, структур, возникающих под влиянием эндогенных факторов, и структур, возникающих под влиянием функции и других экзогенных факторов.

Произошло это оттого, что В. Ру отнес «функциональные структуры», возникающие на II и III этапах онтогенеза под влиянием функ-

ции органов, к структурам ненаследственным, а дофункциональные структуры I этапа онтогенеза — к структурам наследственным.

Отнесение функциональных структур к ненаследственным фенотипическим признакам определило до известной степени развитие экспериментальной биологии.

После Ч. Дарвина и работ Вейсмана биологи концентрировали свое внимание на изучении наследственных, генотипических изменений, мало интересуясь изменениями «фенотипическими», не имеющими, по мнению большинства биологов, никакого значения для эволюции организмов.

Такое пренебрежение фенотипической изменчивостью привело к тому положению в экспериментальной биологии, о котором мы говорили выше и которое заключается в том, что огромное большинство экспериментальных биологов изучают только почти исключительно первый «дофункциональный этап» онтогенеза.

Появляются блестящие работы Брауса, Харисона, Шпемана, Филатова, Мангольда и других авторов. Создается изумительно тонкая техника оперирования, техника пересадок зачатков органов и другие методы современной механики развития. Второй и третий этапы онтогенеза изучают только с точки зрения влияния гормонов на течение морфогенеза. Морфогенная роль функции (работы) развивающихся органов совершенно не изучается, не ставится вопрос о том, какие структуры у данного организма возникают под влиянием эндогенных, а какие — под влиянием экзогенно-функциональных факторов.

Приступив к нашей работе по сравнительной механике развития, мы начали с проверки положения В. Ру о существовании дофункционального и функционального этапов онтогенеза.

Наше исследование показало, что эти два этапа реально существуют. При сравнении онтогенеза различных форм, как близких, так и очень отдаленных, оказалось, что относительное значение этих двух основных этапов очень различно у разных форм.

Что касается этапов развития, то мы в основном исследовали пока только два этапа — «дофункциональный» и «функциональный», ясно себе представляя, что эти два основных этапа сами могут быть разбиты на более мелкие этапы. Мы считали целесообразным сначала ограничиться анализом более крупных этапов онтогенеза, чтобы позже уже перейти к изучению более мелких подразделений.

В настоящей работе мы делаем упор на анализ двух основных этапов онтогенеза и только немного касаемся подразделения дофункционального этапа на более дробные единицы.

Переходя к изложению фактического материала наших исследований последних лет, мы должны оговориться, что мы даем в настоящей статье лишь неполные предварительные сведения и ориенти-

ровочные общие выводы об общем направлении эволюции «механики индивидуального развития», которое нам удастся установить на основании анализа нашего материала.

Роль эндогенных и экзогенных факторов в развитии экскреторной системы позвоночных животных

Первой нашей работой по изучению этапности онтогенетического развития послужило развитие мезонефроса и метанефроса позвоночных животных.

Мы потому остановились сначала на выделительной системе, что перед этим нами была закончена большая работа по онтогенезу выделительной системы хрящевых ганоидов и костистых рыб и была хорошо известна вся литература по этому вопросу.

Эта система была еще потому удобна, что легко было определить по целому ряду морфологических признаков начало функции почечных канальцев. Таковыми признаками являются, с одной стороны, открывание мочеточника в клоаку и открывание почечных канальцев в мочеточник, а с другой стороны, момент гистологической дифференцировки почечных канальцев. На основании этих чисто морфологических признаков без эксперимента нам удалось довольно легко выделить дофункциональный этап от функционального. Анализируя онтогенез почек хрящевых ганоидов, нам удастся установить, что у них в течение всей их жизни, покуда продолжается их рост, происходит увеличение количества почечных канальцев почкованием. Отпочкование новых молодых поколений почечных канальцев происходит периодически под влиянием накопления в крови продуктов белкового распада (мочевина, мочевая кислота). Продукты белкового распада вызывают сначала гиперфункцию мочевых канальцев, а затем отпочкование нового поколения канальцев.

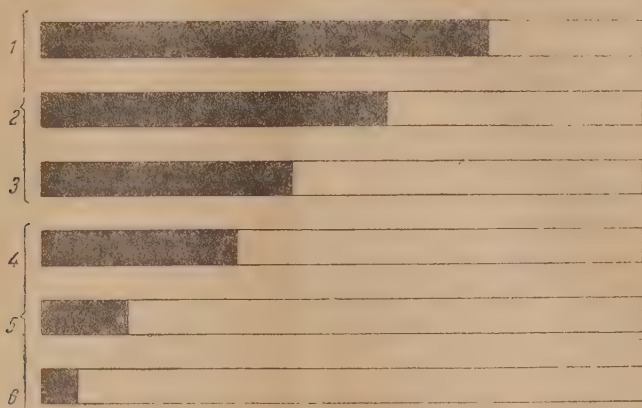
Сравнивая кривые роста мальков осетровых рыб с периодом почкования вторичных, третичных и более поздних поколений канальцев, можно заметить, что эпидемия почкования новых поколений канальцев происходит циклически и стоит в связи с ускорением и замедлением темпа роста мальков.

Анализ развития почек ганоидов приводит нас к выводу, что в дофункциональный этап развития мезонефроса, под влиянием «внутренних» факторов развития, из мезодермы образуются первые поколения почечных канальцев по одному канальцу на сегмент зародыша.

Все последующие поколения канальцев развиваются отпочкованием от начавших уже функционировать канальцев под морфогенным воздействием продуктов белкового распада.

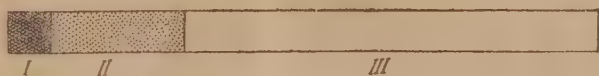
Изображая онтогенез ганоидов графически (фиг. 1, б), мы можем выделить очень незначительный дофункциональный этап (черный

цвет) и очень большой функциональный этап (белый). Что касается «дофункционального» этапа (фиг. 2), то его можно разбить в свою очередь на два этапа: этап лабильной детерминации, когда зачаток канальца получает откуда-то, из своего окружения, индукцию, зарядку, и второй этап, этап самодифференцировки.



Фиг. 1. Развитие почек: 1 — человек, 2 — копытные, 3 — клоачные и сумчатые, 4 — птицы и рептилии, 5 — поперечноротые и *Hypogonophis rostratus*, 6 — осетровые и *Ichthyophis glutinosus*

На этапе «самодифференцировки», через который, повидимому, проходят без исключения решительно все органы в начале своего эмбрионального развития, факторы, вызывающие превращение зачатков в орган, в нашем случае в мезонефрический каналец, находятся внутри самого зачатка, что в эксперименте можно показать культивированием зачатка вне организма в растворе рингера и других искусственных средах.



Фиг. 2. Этапы развития почек: I — этап лабильной детерминации, II — этап самодифференцировки, III — этап функциональный

Сравнивая онтогенез почек различных позвоночных между собой удается установить, что по типу хрящевых ганоидов почки развиваются еще у гимнофиона *Ichthyophis glutinosus*, а все остальные позвоночные, как показывает фиг. 1, располагаются в ряд, в котором постепенно падает значение функционального этапа и повышается значение дофункционального этапа онтогенеза почек.

Так, у поперечноротых и гимнофиона *Hypogonophis rostratus* (фиг. 1, 5) в дофункциональный этап развивается в каждом сегменте не одно

поколение канальцев, а три поколения, у рептилий и птиц в дофункциональный этап развивается от 7 до 10 канальцев на каждый сегмент (фиг. 1, 4).

В группе млекопитающих у сумчатых и клоачных еще очень велико значение функционального этапа, оно резко меньше у копытных и еще меньше у человека (фиг. 1, 1, 2, 3).

Повидимому, грызуны, детеныши которых рождаются мало развитыми, должны помещаться между сумчатыми и копытными.

Было бы очень ценным произвести аналогичный анализ на всех органах и по возможности по всем группам позвоночных животных; хотя такие исследования и дают лишь косвенные указания на взаимоотношения внешних и внутренних факторов эмбрионального развития, но они более доступны, чем эксперимент, который возможно производить далеко не на всех животных и не на всех органах. Чисто морфологический анализ «механики развития» необходимо, где это только возможно, контролировать постановкой точных экспериментов. Первый наш опыт в этом направлении мы произвели на амфибиях, поставив задачей совершенно точно установить, какие структуры мочеточника «зависят» от его функции и какие — от эндогенных факторов.

Мы удаляли на очень ранней стадии у личинок аксолотля и головастиков серой лягушки, с одной стороны, зачаток пронефроса, выращивая таким образом личинок, у которых один из мочеточников, не имея почечных канальцев, не функционировал. Анализ этого подопытного материала показал, что нефункционирующий мочеточник останавливается на очень ранней стадии развития; из развития оказывается выпавшим значительный, более поздний отрезок, когда происходит увеличение количества клеток (рост) и их гистологическая дифференцировка. Интересно, что когда на 14-й день развития личинок у них разовьются и откроются в рудиментарный мочеточник мезонефрические канальцы, то в несколько дней после начала функционирования канальцев мочеточник доканчивает полностью свое развитие. Из нашего эксперимента можно сделать вывод, что под влиянием функции происходит усиленное кариокинетическое деление клеток с последующей их гистологической дифференцировкой.

Если обратиться к гистологической литературе последних лет, то мы найдем у А. Гурвича (1930), что внутриклеточные структуры (митохондрии, хондриосомы и др.) являются лишь оптическим выражением определенных физиологических процессов, связанных с жизнью клетки. Аналогичное положение мы встречаем и у Э. Бауэра (1930), который говорит, что структуры клеток, с которыми связаны их функции, при прекращении этих функций, т. е. при

отмирании клеток, исчезают. Из работ вышеупомянутых двух авторов ясно вытекает, что в клетках встречаются два типа структур: один — это стабильные (тип независимых структур), а второй — «лабильные» (зависимые) структуры, неразрывно связанные с функцией клетки. При анализе этих лабильных структур уже нельзя противопоставлять понятие «функции» понятию «формы»; они как бы сливаются в единое целое; функция и форма являются лишь различными сторонами единого биологического явления.

Здесь мы подходим к интереснейшему вопросу о том, что лабильные внутриклеточные структуры являются, повидимому, самыми «первичными» органическими структурами, а стабильные структуры представляют более позднюю филогенетическую ступень органических структур. Из анализа внутриклеточных структур можно сделать еще и другой вывод, а именно, что лабильные (зависимые) структуры живой протоплазмы резко отличаются от аналогичной категории «зависимых», от функции органических структур в высших гистосистемах, какими являются ткани и органы.

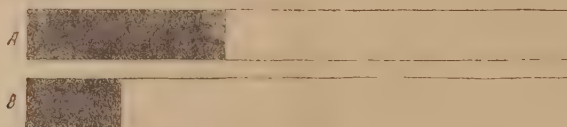
Отличие заключается в том, что в тканях и органах, если какая-либо структура и возникает в онтогенезе под воздействием функции, то после прекращения этой функции соответственные функциональные структуры не исчезают, а сохраняются очень долгое время¹; протоплазмные же «зависимые» структуры есть лишь оптическое выражение определенных процессов в данных точках клетки, немедленно исчезающих при прекращении этих процессов. Весьма вероятно, что, нося характер первичности, примитивности, лабильные плазмные структуры являются более удобным объектом, чем структуры органов, для изучения вопроса о том, что такое органическая форма, в чем ее специфичность и как эта форма возникла исторически. Стабильные плазмные структуры, неся в себе черты «независимых» структур, по своей природе стоят близко и вполне сравнимы с «независимыми» структурами тканей и органов. Общий вывод из анализа внутриклеточных структур будет следующий: без активного включения цитологов и протистологов в изучение проблемы взаимосвязи формы и функции эту актуальнейшую проблему биологии разрешить нельзя. В то же время необходимо отметить, что до сих пор еще очень мало цитологических и протистологических работ, специально посвященных этой проблеме, имеющийся же литературный материал еще никем не обработан.

¹ Атрофия органов вследствие выпадения их функции захватывает обычно большой период времени; орган очень медленно начинает уменьшаться, медленно меняет свое строение, а очень сильное изменение (рудиментация) проявляется обычно только через огромное количество поколений (А. Н. Северцов, 1931).

Роль эндогенных и экзогенных факторов в развитии наружных жабр амфибий

Вторым объектом нашего экспериментального исследования послужили наружные жабры личинок аксолотля, серой лягушки и жабы-чесночницы.

Целый ряд авторов (Шпеман, Харизон, Экман и др.), изучавших методом трансплантации развитие наружных жабр амфибий, отметили значительную роль в их развитии дыхательной функции. Эти авторы обычно лишь мимоходом касались морфологической роли



Фиг. 3. А — этапы в развитии наружных жабр бесхвостых амфибий, В — этапы в развитии наружных жабр хвостатых амфибий. Черным цветом обозначено количество структур, возникающих в жабрах под влиянием индукции от жаберной мезоэнтодермы самодифференцировкой. Светлая часть графика обозначает количество структур, возникающих в жабрах под влиянием дыхательной функции.

функции в развитии наружных жабр, не определяя точно, что возникает в дофункциональный и что возникает в функциональный этап.

Более подробные данные дает ученик Бабака Дратип (L. Dra-tisch), который показал на личинках бесхвостых амфибий, что содержание личинок в воде, бедной кислородом, вызывает увеличение жабр, а обогащение кислородом — уменьшение размеров жабр. Мы поставили опыт с удалением сердца и пересадкой зачатка жабр в бок личинки, вырастив таким образом личинок с жабрами, в которых не было кровообращения, т. е. с жабрами, лишенными их дыхательной функции с самых ранних стадий их развития. Анализ полученного на аксолотлях, на личинках серой и зеленой лягушек подопытного материала показал, что развитие жабр аксолотля более зависимо от функции, чем у головастика лягушек; лишенные функции дыхания жабры личинок аксолотля слабо дифференцированы; у головастика же жабры, лишенные их функции полностью заканчивают свое развитие, но достигают только одной двенадцатой своего нормального размера. Жабры личинок лягушки развиваются почти по типу «независимого» развития, а жабры личинок аксолотля — по типу «зависимого» развития (фиг. 3).

То, что именно функция дыхания является мощным морфогенным

фактором в развитии жабр, а не вращение кровеносных сосудов, показывают очень интересные опыты Ф. Питера (1931), который выращивал личинок жерлянки без эритроцитов, удаляя на ранних стадиях кроветворные очаги. У таких, лишенных эритроцитов, головастиков нормально развивается кровеносная система. Кровеносные сосуды вырастают в жаберы, но последние очень слабо развиты и сохраняют совершенно недифференцированный эмбриональный характер.

Как мы указывали выше, наши опыты показали, что у бесхвостых амфибий роль функционального этапа менее значительна, чем у аксолотля. Аналогичные данные можно получить, сравнивая работы



Фиг. 4. Этапы развития жаберных щелей у жерлянки (*Bombinator*): I — этап лабильной детерминации, II — этап самодифференцировки, III — этап зависимого развития, IV — этап функциональный. Диаграмма составлена на основании работ Экмана

Экмана по бесхвостым амфибиям с работами американских авторов (Харизона и др.) на амблистоме. Это сравнение интересно в том отношении, что удастся обнаружить отличие у лягушки и амблистомы в дофункциональном этапе развития их наружных жабер.

Анализ онтогенеза амфибий показывает, что у амблистом более длительный этап лабильной детерминации; детерминация у них происходит гораздо позднее, чем у лягушек. Интересный анализ этапов онтогенеза даст также развитие жаберных щелей у жерлянки, произведенное нами на основании работ Экмана и изображенное на фиг. 4.

В развитии жаберных щелей дофункциональный этап удастся разбить на три отрезка, каждый из которых характеризуется своими ведущими морфогенными факторами развития. На первом этапе происходит детерминация, с одной стороны, энтодермы глотки, которая получает способность образовывать жаберные мешки, а с другой стороны, детерминированные жаберные участки энтодермы индуцируют противолежащие участки эктодермы, вызывая их детерминацию. На втором этапе онтогенеза детерминированные участки жаберной энтодермы и эктодермы развиваются по принципу самодифференцировки, образуя впячиванием энтодермальные и эктодермальные жаберные мешки. На третьем этапе образовавшиеся эктодерминальные и энтодерминальные жаберные мешки, взаимно влияя друг на друга, стимулируют свое дальнейшее развитие, что приводит к прорыву жаберных щелей в глотку, т. е. на этом третьем этапе

развития жаберных мешков развитие эктодерминального жаберного мешка зависимо от энтодерминального, а развитие последнего зависимо от эктодерминального жаберного мешка.

Беглый анализ «механики развития» жаберного аппарата амфибии с точки зрения «специфичности» различных этапов онтогенеза, произведенный нами выше, показал так же, как и анализ развития выделительной системы, что довольно легко удастся разбить онтогенез жаберного аппарата на ряд этапов.

Удается не только выделить два основных этапа, установленных еще В. Ру, но и разбить дофункциональный этап еще на 2—3 самостоятельных этапа, значительно отличающихся друг от друга. К сожалению, у нас очень мало по этой системе органов сравнительного материала, но и то, что мы имеем по этому вопросу, ясно показывает, что роль различных этапов онтогенеза не одинакова, если мы сравниваем бесхвостых и хвостатых амфибий, что ясно отображено на наших фиг. 3 и фиг. 4.

Роль эндогенных и экзогенных факторов развития легкого наземных животных

Особенно интересным и удобным объектом для исследования этапности онтогенетического развития оказались личинки амфибий, наблюдая которых мы установили, что они, имея хорошо развитые жабры, очень рано, еще маленькими личинками, начинают дышать легкими. Так как мы установили, что жабрами личинки начинают дышать раньше, чем они начинают дышать легкими, явилось возможным, не допуская личинок особыми сетками, опущенными в воду, подниматься на поверхность воды и дышать легкими, полностью с самого начала развития легкого выключить его дыхательную функцию и совершенно точно установить, какие структуры легкого развиваются в функциональный этап онтогенеза под морфогенным воздействием вдоха и выдоха.

Исследованию были подвергнуты следующие виды амфибий: серая лягушка, зеленая лягушка, чесночница, жабы и аксолотль.

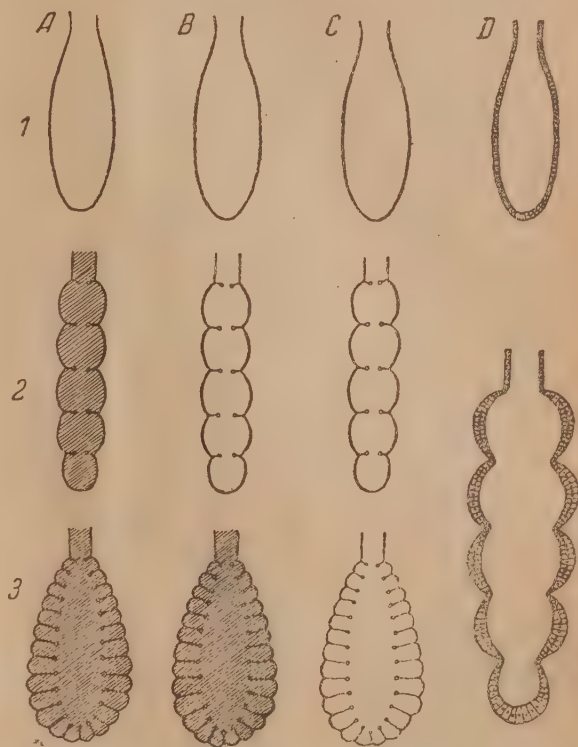
Опыт ставился следующим образом: в стеклянный аквариум помещалась икра амфибий, в воду опускалась сетка, и когда личинки вылуплялись, то они не могли дышать легкими, ограничиваясь кожножаберным дыханием.

Поставив такие опыты, мы вывели животных, которые никогда не дышали своими легкими, т. е. у них полностью выпала дыхательная функция легких. Эти опыты дали исключительно интересный результат; оказалось, что легкие, лишенные возможности функционировать в качестве органа дыхания, достигают различных стадий своего развития у различных представителей класса амфибий

(фиг. 5). Наименьшей степени дифференцировки при отсутствии функции достигает легкое аксолотля; оно развивается до нормального размера, но в нем полностью отсутствуют альвеолы, и кровеносные сосуды на поверхности легкого сохраняют характер капилляров.

Легкое аксолотлей, достигших в аквариуме под сеткой длины 5 см, выглядело как рыбий пузырь, имело совершенно гладкую поверхность и было раздуто каким-то газом, по видимому азотом (фиг. 6 и 7).

Легкое личинок аксолотля, живших в обычных открытых аквариумах и дышавших атмосферным воздухом, достигает стадии первичной поперечной фрагментации (фиг. 8). Если взять эти личинки и посадить их в аквариумы, в которых они закрыты сеткой и не могут дышать легкими, то дальнейшая фрагментация легкого сейчас же прекращается, и в последующем легкое только увеличивает-



Фиг. 5. Схема развития легкого у амфибий (A, B, C) и рептилий (D). Заштрихованы стадии развития легкого, возникающие под влиянием функции; стадии развития, возникающие до функции, не заштрихованы. A — *Amblystoma tigrinum*, B — *Ranidae* и *Pelobates* f., C — *Bufo bufo*, D — *Lacerta agilis*.

ся в своих размерах, не изменяя своей структуры (фиг. 9 и 10). Эти опыты показали, что в развитии легкого аксолотля под влиянием дофункциональных факторов легкое развивается только до стадии гладкостенного мешка (фиг. 11), а вся сложная система перегородок, альвеол и сложная сеть кровеносных сосудов развиваются под влиянием функции.

Этот результат, полученный на аксолотле, свидетельствующий об огромной роли функции в развитии его легкого, особенно инте-

ресен, так как легкое аксолотля во много раз сложнее легкого бесхвостых амфибий. Легкое аксолотля имеет ячейки в несколько слоев и этим похоже на легкое высших рептилий (фиг. 12 и 13).

Опыты с исключением легочного дыхания у головастиков травяной и зеленой лягушки и чесночницы показали, что у них нефункционирующее легкое достигает стадии первичной поперечной фрагментации и затем развитие легкого останавливается (фиг. 14).

Опыты с головастиками травяной, зеленой лягушек и чесночницы говорят за то, что у этих амфибий, под влиянием дофункциональных факторов, развивается первичная поперечная фрагментация легкого и кольцевые кровеносные сосуды в стенке легкого. Сравнивая развитие легкого аксолотля с развитием легкого травяной и зеленой лягушек, видно, что развитие легких лягушек и чесночниц менее зависимо от функций, чем у аксолотля, и что у них значительно больше роль дофункциональных факторов эмбрионального развития.



Фиг. 6. Легкое аксолотля, который был выведен из икры в аквариуме под сеткой, где он прожил $2\frac{1}{2}$ месяца, достигнув длины 5 см. Легкое еще не фрагментировано, кольцевые сосуды слабо намечены, неся характер капилляров; оно очень похоже на легкое маленькой личинки длиной 18 мм, изображенное на фиг. 11



Фиг. 7. Поперечный разрез легкого аксолотля, изображенного на фиг. 6

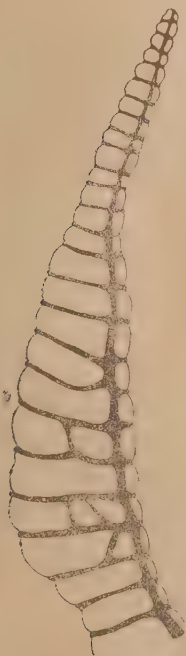
Получив такие результаты, нам стало ясно, что у жаб, которые являются более приспособленными к наземному образу жизни, имеющих очень толстую сухую кожу, надо ожидать еще большую независимость развития легкого от функции дыхания, чем это имеет место у травяной, зеленой лягушек и у чесночниц.

Наши ожидания вполне оправдались, так как исследование развития легкого жаб показало, что у них головастики легкими не

дышат, что первый вдох происходит у молодых жаб при выходе их из воды и что до их первого вдоха в легком возникают все структуры, типичные для легкого взрослой жабы (фиг. 15). К моменту первого вдоха легкое молодой жабы имеет вид виноградной грозди, оно резко фрагментировано и раздуто

белковой серозной жидкостью. До выхода молодых жаб из воды они все время дышат жабрами и, будучи посажены под сетку, могут жить много дней, в то время как молодые лягушата под сеткой в аквариуме погибают через несколько часов. На очень ранних стадиях развития у головастиков жаб происходит зарастание голосовой щели и полное обособление полости легких от полости рта. Молодые жабы, выползшие из воды, первые десятки минут еще дышат жабрами, но очень быстро происходит зарастание оперкулярных щелей, дыхание жабрами прекращается, и, видимо, быстрое накопление в крови углекислоты вызывает, наконец, сильное рефлекторное сокращение гладкой мускулатуры легких, выталкивание из полости легких серозной жидкости и разрыв эпителиальной пробки голосовой щели.

Фиг. 8. Легкое аксолотля, воспитанного в открытом аквариуме. Длина личинки 24 мм. Личинки с таким же резко фрагментированным легким были пущены в аквариум с сетками



жизнь много дней, в то время как молодые лягушата под сеткой в аквариуме погибают через несколько часов. На очень ранних стадиях развития у головастиков жаб происходит зарастание голосовой щели и полное обособление полости легких от полости рта. Молодые жабы, выползшие из воды, первые десятки минут еще дышат жабрами, но очень быстро происходит зарастание оперкулярных щелей, дыхание жабрами прекращается, и, видимо, быстрое накопление в крови углекислоты вызывает, наконец, сильное рефлекторное сокращение гладкой мускулатуры легких, выталкивание из полости легких серозной жидкости и разрыв эпителиальной пробки голосовой щели.

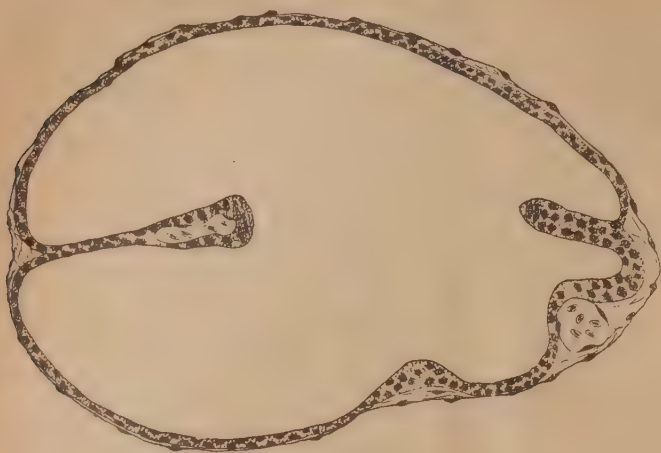


Фиг. 9. Легкое аксолотля, прожившего в аквариуме под сеткой 5 месяцев и достигшего длины 12 см. Под сетку аксолотли были пущены, достигнув длины 24 мм, с легким, изображенным на фиг. 8. Как показывает эта фигура, легкое, лишенное своей дыхательной функции, остановилось в развитии и ничем не отличается в своем строении от легкого на фиг. 8

Анализ развития легкого жабы показывает, что здесь играют главную роль «дофункциональные» факторы, под влиянием которых происходит фрагментация легкого.

После первого вдоха в течение первых двух дней уже под влиянием дыхательной функции количество альвеол легкого увеличивается в два раза, и затем темп в нарастании количества альвеол сильно замедляется и стоит в корреляции с темпом роста молодых жаб.

Приступая к экспериментальному исследованию роли функций в развитии легкого амфибий, мы предполагали, что в филогенезе



Фиг. 10. Поперечный разрез легкого, изображенного на фиг. 9



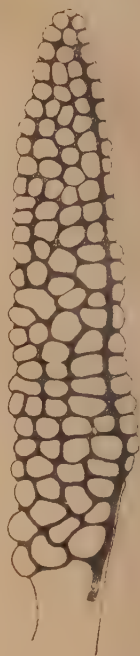
Фиг. 11. Легкое аксолотля, воспитанного в открытом аквариуме. Длина личинки 18 мм

постепенно функциональные факторы развития заменяются химическими факторами, играющими роль морфогормонов.

Мы предполагали, что настоящие гормоны, вырабатываемые железами внутренней секреции, появляются сравнительно поздно в филогенезе и что им в филогенезе предшествуют прогормоны, роль которых выполняют различные продукты обмена веществ (мочевая кислота, мочеви́на, углекислота и др.).

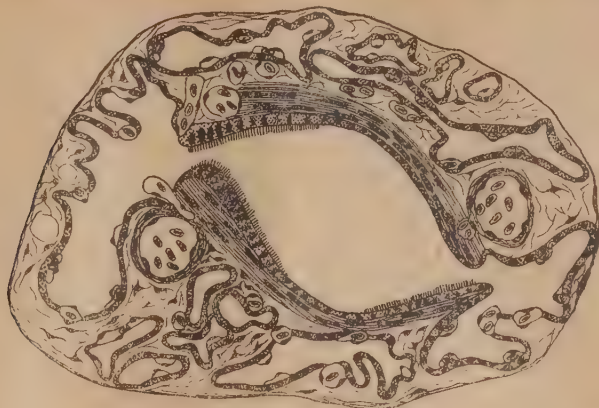
Коротко говоря, ряд сменяющих друг друга в филогенезе факторов развития следующий: функция — продукты обмена веществ (прогормоны) — гормоны желез внутренней секреции.

Наши экспериментальные исследования над развитием наружных жабр и легких амфибий полностью подтвердили первую часть нашей гипотезы, построив которую мы приступили к настоящему



Фиг. 12. Легкое аксолотля, жившего в открытом аквариуме 5 месяцев и достигшего 12 см длины. Легкое очень сильно фрагментировано и на поперечном разрезе показывает сложную пенистую структуру (фиг. 13) и сильное развитие гладкой мускулатуры

исследованию. Наши опыты, особенно опыт с легкими, ясно показали, что на самом деле у современных амфибий роль функции в разви-



Фиг. 13. Поперечный разрез через легкое аксолотля, изображенное на фиг. 12

тии легкого падает по мере того, как мы идем от более примитивных форм к более прогрессивным (аксолотли — лягушки — жабы).

Естественно возникает вопрос, подтверждает ли наш материал по развитию легкого амфибий вторую часть нашей гипотезы, а именно, что в филогенезе (также и в сравнительно-анатомических рядах современных форм) функциональные факторы постепенно заменяются химическо-гормональными. Если наша гипотеза в общих чертах правильна, то надо было ожидать, что те структуры легкого, которые у аксолотля и лягушек возникают под влиянием функции, у жаб должны возникать под влиянием химическо-гормональных факторов.

Анализируя развитие легкого жабы, нам удалось установить, что начало фрагментации их легких совпадает с началом метаморфоза пищеварительного канала, кожи и других признаков и что



Фиг. 14. Легкое головастика серой лягушки (*Rana temporaria*), воспитанного под сеткой. Легкое ясно фрагментировано, возникла «первичная» фрагментация, и одна альвеола поделилась на две вторичных



Фиг. 15. Легкое молодой жабы (*Bufo bufo*) перед первым вдохом. Легкое сильно фрагментировано

ускорение в морфогенетических процессах, протекающих в легких, совпадает с ускорениями в метаморфозе и в других органах (кожа, пищеварительный канал, хвост).

Такое совпадение начала фрагментации легкого у головастиков жабы с началом общего метаморфоза подсказывало, что у жаб развитие легкого происходит под контролем гормона щитовидной железы. Чтобы окончательно доказать, что легкое головастика жабы развивается под влиянием гормона щитовидной железы, нами был поставлен опыт с головастиками жаб, которые воспитывались в открытых аквариумах, к воде которых был прибавлен тироксин щитовидной железы.

Тироксин вызвал значительное ускорение метаморфоза головастика жаб, выразившееся в преждевременном развитии задних и передних конечностей, изменениях в черепе, в коже и в редукции хвоста.

Искрытие подопытных головастика показало, что под влиянием тироксина начинается интенсивная фрагментация легкого, которое очень быстро принимает вид виноградной грозди, в то время как легкое головастика контрольных (без тироксина) имеет вид мешка с совершенно гладкими стенками.

Что касается головастика лягушек, то при развитии в обычных условиях не наблюдается зависимости развития легкого от процессов общего метаморфоза, и обычно к началу метаморфоза легкое уже полностью фрагментировано.

В опытах с прибавлением к воде аквариумов с головастиками лягушек тироксина или тиреокина мы получили значительное ускорение в развитии легкого, причем это ускорение в развитии легкого произошло значительно раньше, чем появились признаки метаморфоза в хвосте, черепе, коже, конечностях и кишечнике.

Стимуляция развития легкого головастика лягушек тироксином и тиреокином происходит благодаря тому, что тироксин вызывает повышение окислительных процессов в тканях головастика, а это понуждает их к усиленному дыханию легкими. Головастики в тироксине непрерывно вдыхают и выдыхают атмосферный воздух, покрывая всю поверхность аквариума пузырьками воздуха. Таким образом, тироксин через усиление функции легочного дыхания вызывает ускорение развития легкого головастика лягушки.

На основании всех этих данных мы делаем заключение, что фрагментация легкого жаб до начала функционирования легкого происходит под влиянием гормона щитовидной железы, т. е. что в ряду амфибий в развитии легкого функциональный филогенетически более древний фактор заменился гормональным фактором. Некоторые детали развития легкого жаб показывают, что гормон щитовидной железы повышает осмотическое давление серозной жидкости легкого,

вследствие чего происходит растягивание легкого, что собственно и является стимулом его фрагментации.

Ход развития легкого аксолотля и лягушек убедительно говорит за то, что роль дыхательной функции как фактора развития заключается тоже в сильном растягивании легкого воздухом при вдохе. Таким образом, у всех нами исследованных амфибий фактором развития легкого является механическое растягивание легкого у низших форм вдыхаемым воздухом, а у высших (жабы) — серозной жидкостью под воздействием гормона щитовидной железы. Если наше толкование подтвердится дальнейшими специально поставленными для этого опытами, то в эволюции механики развития легкого мы будем иметь очень интересный материал о путях, по которым идет в филогенезе изменение механики онтогенетического развития, о путях постепенной автоматизации эмбрионального развития от внешних и функциональных факторов.

Развитие легкого *Amniota*

Из группы *Amniota* нами исследованы только ящерица (*Lacerta agilis*) и черепаха (*Emys lutaria*), а по млекопитающим мы используем для нашего анализа довольно полный материал других авторов. Приступая к исследованию развития легкого ящерицы с очень примитивным амфибиоподобным легким, мы поставили себе задачей выяснить, какие структуры в их легком возникают до функции легкого под влиянием дофункциональных факторов и какие структуры возникают после начала функционирования.

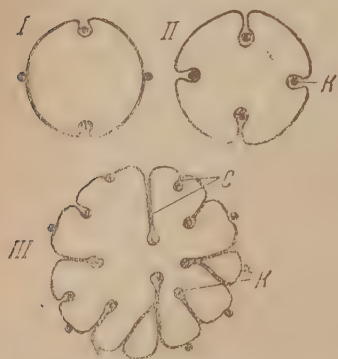
Структуры, которые возникают после начала функционирования, мы имеем право, на основании всего нашего вышеизложенного материала, считать возникающими под влиянием функции. Конечно, не исключена возможность, что в развитии структур, возникающих после начала функционирования, кроме функциональных факторов, играют какую-то роль и другие факторы, но несомненно, что чаще всего в функциональный период развития органов основную ведущую роль выполняют функциональные факторы, а факторы другой природы (гормоны и пр.) играют лишь подсобную второстепенную роль.

Исследование развития легкого ящерицы и черепахи показало, что все типические структуры их легкого полностью закладываются еще до первого вдоха, а после начала функционирования происходит главным образом рост легкого и его перегородок и умножение количества последних. Совершенно очевидно, что легкое рептилий большую часть своих структур формирует под влиянием дофункциональных химических факторов, и под влиянием функций возникают лишь второстепенные элементы. В настоящей краткой статье я не имею возможности использовать и проанализировать в высшей сте-

пени интересные данные Г. Гильбера (1932) о развитии легкого рептилий, что мною будет сделано в другой моей работе, в которой я дам полное описание развития легкого. Исходя из нашего общего теоретического предположения, что в филогенезе меняется способ механики онтогенетического развития, надо было ожидать, что в способе развития легкого жаб и рептилий, происходящего под влиянием дофункциональных факторов, т. е. по одному и тому же типу,

должны быть и отличия. Надо было ожидать, что автоматизация легочного развития у рептилий продвинулась гораздо дальше по сравнению с развитием легкого жаб.

У амфибий, в том числе и у жаб, ведущую роль в развитии легкого несут кровеносные сосуды, служащие как бы каркасом, на котором натянуты тонкие стенки альвеол, растягивающиеся вдыхаемым воздухом за пределы кровеносной легочной сети (фиг. 16). Новые альвеолы и септы, как показывает наш рисунок, образуются благодаря возникновению нового перекрывающего альвеолу сосуда, которым старая альвеола делится на две дочерних. После закрепления



Фиг. 16. Схема развития легкого амфибий. I, II и III — стадии онтогенеза легкого, K — кровеносные сосуды, C — легочные септы

кровеносных сосудов при вдохе новые альвеолы растягиваются за пределы этих кровеносных сосудов, образуя новый слой легочной ткани. Легкое амфибий растет центропетально, причем своей формой легкое обязано архитектонике сети легочных кровеносных сосудов. Таким образом, легкое амфибий растет под влиянием взаимодействия двух основных факторов: характера роста кровеносных сосудов и механического растягивания легкого воздухом у лягушек и аксолотля и серозной жидкостью у жаб.

У рептилий дофункциональное развитие легкого идет совершенно другим путем, кровеносные сосуды и растягивание легкого не играют никакой роли, фрагментация легкого вызывается активным поведением эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность легкого. Легочный эпителий в тех местах, где позднее образуется альвеола, из кубического (фиг. 17 и 5) превращается в призматический с более высокими клетками в центре такой эпителиальной «плакнды», после чего такая плакнда искривляется, образуя альвеолу.

Таким способом возникают как первичные, так и все вторичные альвеолы при развитии легкого рептилий. Наши данные вполне подтверждают старую прекрасную работу Ф. Мозер (1902) по развитию легкого. Мы видим, что ведущую роль в развитии легкого

рептилий принимает на себя легочный эпителий, его плакоды; это, несомненно, резко выраженный случай развития по принципу «самодифференцировки», когда факторы развития по преимуществу находятся внутри самого развивающегося органа.

По всей вероятности, легкое ящерицы и черепахи, вырезанное из зародыша и культивированное *in vitro* в рингере, некоторое время будет развиваться дальше, образуя новые альвеолы. Сравнивая развитие легкого ящерицы и черепахи с развитием легкого у жабы, мы видим, что автоматизация в развитии легкого рептилий значительно резче выражена, чем у жабы.

У млекопитающих развитие легкого идет тем же способом, что и у рептилий, т. е. ведущую роль в образовании новых элементов выполняет легочный эпителий, но в деталях имеются значительные отличия. Как показал Мартин Хейденгейн и его ученики, концевые пневмомеры легкого млекопитающих обладают очень ясно выраженной способностью к симметричному делению, и рост легкого происходит вследствие размножения концевых пневмомер (альвеол). Таким образом, сравнение развития легкого амфибий, рептилий и млекопитающих ясно показывает, что в этих трех группах способ развития легкого совершенно различен. С одной стороны, амфибийный тип развития, в котором ведущую роль несет сеть кровеносных сосудов, определяющих характер альвеоляции, а легочный эпителий, выстилаемый за сеть кровеносных сосудов вдыхаемым воздухом (аксолотль и лягушки) или легочной серозной жидкостью (жабы), ведет себя пассивно, и с другой стороны, тип развития *Amniota*, где активную роль несет легочный эпителий.

Амниотный тип развития легкого в свою очередь распадается на



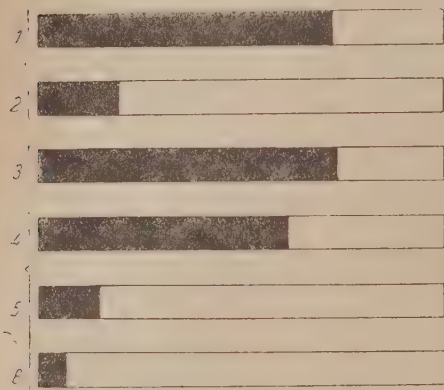
Фиг. 17. Продольный разрез через легкое ящерицы *Lacerta agilis*. Легочный эпителий образует «плакоды», которые, активно искривляясь, вызывают фрагментацию легкого

«рептильный» тип с образованием эпителиальных плакод и их последующим искривлением и тип развития легкого млекопитающих при помощи симметрического деления концевых пневмомер.

Для нас совершенно очевидно, что этот сравнительно эмбриологический ряд способа развития легкого является в то же время и рядом филогенетическим и показывает, что в филогенезе не только

прогрессивно изменялась структура легкого, но менялся и способ его развития (фиг. 18а).

Что касается факторов, определяющих развитие легкого в классе млекопитающих, то на основании анализа литературных данных можно сделать вывод, что, по мере перехода от низших представителей этой группы к высшим, происходит уменьшение роли функционального фактора (функция дыхания) и повышение роли дофункциональных факторов. Нарат (1896), исследуя развитие легкого *Monotremata* и *Marsupialia*, обнаружил, что их детеныши рождаются с совершенно неразвитым легким, имеющим только основные бронхи, которыми они и дышат. После начала дыхания начинается интенсивное ветвление



Фиг. 18а. Этапы развития легкого: 1 — млекопитающие, 2 — сумчатые и клоачные, 3 — рептилии, 4 — жабы, 5 — лягушки серая и зеленая (*Rana temporaria* и *Rana esculenta*), чесночницы (*Pelobates* f.), 6 — аксолотли (*Amblystoma tigrinum*). Черным цветом изображено количество структур легкого, возникающих на дофункциональном этапе онтогенеза, а светлым — количество структур, возникающих под влиянием функции легкого.

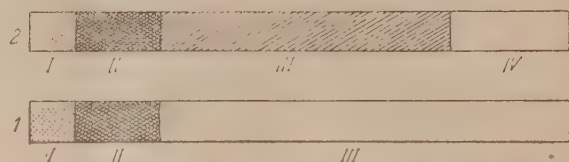
бронхов и образование концевых альвеол. Из этих наблюдений вытекает, что у низших млекопитающих под влиянием дофункциональных факторов развиваются в легком только основные бронхи, а мелкие бронхи и альвеолы развиваются после начала дыхательной функции под влиянием функционального фактора. Высшие млекопитающие рождаются с вполне сформировавшимися легкими, но вопрос о том, возникают ли в легком после рождения новые структуры, оставался до самого последнего времени совершенно открытым.

Только в 1932 г. вышла прекрасная работа доктора Струкова, показавшего, что у детей до семилетнего возраста происходит образование мелких бронх, бронхиол и альвеол, после чего начинается только один рост легких.

Данные наших экспериментальных и эмбриологических работ позволяют нам принять, что структуры легкого, которые развиваются у человека после рождения, возникают при значительном участии

дыхательной функции. На примере с легким человека ясно, насколько большое практическое значение имеет анализ развития органов с точки зрения участия в их развитии, с одной стороны, эндогенных, а с другой — функциональных (экзогенных) факторов. Если правильно, что большая часть структур легкого, возникающих после рождения до 7 лет, строится под морфогенным воздействием функции, то должен быть выработан особый режим дыхания от рождения до 7—8 лет, ставящий себе задачей дать максимальные условия для проявления морфогенной роли функции дыхания в развитии всех структур, которые могут образоваться у человека определенной наследственной конституции.

Очень возможно, что если в возрасте до 8 лет легкое ребенка функционирует недостаточно интенсивно, человек вырастает с инфантильным легким, что в период основного формирования и роста (8—16 лет) коррелятивно будет вли-



Фиг. 18. 1 — этапы развития легкого у *Rana* и *Pelobates*: I — этап лабильной детерминации, II — этап самодифференцировки, III — этап функциональный. 2 — этапы развития легкого у *Bufo bufo*: I — этап лабильной детерминации, II — этап самодифференцировки, III — этап гормональный, IV — этап функциональный

ять тормозящим образом на развитие других систем органов, а это в свою очередь вызовет недоразвитие всего организма, его некоторую недостаточность, его общий инфантилизм.

Совершенно очевидно, что подробное изучение этапности развития легкого у наших сельскохозяйственных животных, в особенности лошадей «бегового» типа, идущих в кавалерию, значительно поможет коневодам сознательно овладеть процессом развития и, создавая особый режим воспитания молодняка, максимально развить все структуры легкого, возможные для данного генотипа, и таким образом получить лошадей очень высокого качества.

Последним объектом нашего исследования является глаз позвоночных животных. Нами ведутся сейчас опыты с выращиванием амфибий из икры в абсолютно темном помещении; в этих опытах мы с самого начала эмбрионального развития лишаем глаз его зрительной функции, и, исследовав глаза таких подопытных животных и сравнив с глазами контрольных животных, воспитанных на свету, мы могли совершенно точно установить, какова роль света в развитии глаза. Предварительная беглая обработка нашего подопытного материала показала, что сетина подопытных головастиков в стадии метаморфоза резко отличается от нормальной сетины контрольных животных той же стадии: она несет ясные черты эмбриональности и еще настолько слабо дифференцирована, что, по всей вероятности,

эти животные слепы. Эти новые наши данные ясно показывают, что и в развитии глаза, этого древнейшего органа позвоночных животных, функция играет очень значительную морфогенную роль, вызывая окончательную дифференцировку самой важной части этого органа, а именно ретины.

Этапность эмбрионального развития

Прежде чем перейти к филогенезу, «механике индивидуального развития» на основе сравнения онтогенезов различных форм между собой, и сделать выводы о некоторых общих принципах и закономерностях эволюции онтогенеза, мы еще раз кратко остановимся на вопросе об этапности эмбрионального развития и о значении его изучения для практики.

В предыдущих главах на различных системах органов (выделительные системы, жабры и легкие, глаза) мы показали существование двух основных этапов онтогенеза — дофункционального этапа и функционального (отмеченных черным и белым на наших фигурах).

Анализируя жаберный аппарат амфибий, мы показали, что в некоторых случаях удается дофункциональный этап подразделить еще на несколько более мелких второстепенных этапов; для наружных жабр устанавливается сейчас, таким образом, три этапа, а для жаберных щелей — даже четыре этапа, что нами и изображено на фиг. 4.

Данные механики развития указывают на то, что все органы на самых ранних этапах развития проходят сначала этап «лабильной детерминации», в конце которого зачатки органов окончательно стойко детерминируются, после чего следует этап «самодифференцировки», после которого имеется еще целый ряд этапов.

Исходя из этих общих данных по механике развития и наших экспериментов с легкими, мы можем следующим графиком (фиг. 18, I) изобразить этапность онтогенеза лягушек и чесночницы. Согласно нашему графику у этих форм можно выделить в развитии легкого три этапа онтогенеза: лабильную детерминацию, самодифференцировку и функциональный этап. Как показывают наши опыты, гормоны, по крайней мере тироксин щитовидной железы, вливающийся в кровеносное русло в период функционального этапа онтогенеза, на развитие легкого этих форм непосредственно еще не действуют. Тироксин влияет на развитие легкого косвенно через усиление дыхательной функции легкого.

Несколько иной характер онтогенеза с точки зрения «этапности» дает развитие легкого жаб, изображенное на фиг. 18, 2.

Отличие заключается, во-первых, в том, что у жаб в развитии легкого гораздо меньшую роль играет функциональный этап онтоге-

неза, у них имеется ясно выраженный «гормональный этап», появление которого и вызвало укорочение и уменьшение роли функционального этапа.

Принимая на основании целого ряда признаков онтогенез легкого жаб более прогрессивным по сравнению с онтогенезом легкого лягушек и чесночниц, мы можем сделать в следующей заключительной главе и некоторые выводы об эволюции онтогенеза (фиг. 18а).

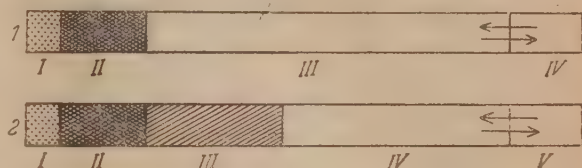
Интересный материал по этапности онтогенеза дает еще скелет млекопитающих, онтогенез которого на основании многочисленных работ различных авторов можно разбить на четыре этапа, что нами и изображено на фиг. 19, 1.

Первые два этапа в развитии скелета, которые проходят, как мы уже отмечали выше, решительно все органы, сменяются третьим, гормональным, этапом, во время которого скелет развивается под мощным влиянием эндокринной системы (щитовидной, гипофиза). Весьма вероятно, что в самом начале этого этапа морфогенными стимуляторами развития скелета являются продукты обмена веществ и лишь позднее, по мере развития эндокринных желез, гормоны начинают себе подчинять развитие скелета и других органов. К сожалению, начало этого, по нашей терминологии «химическо-гормонального этапа», онтогенеза еще совершенно не изучено у млекопитающих. По всей вероятности, он настолько специфичен, что его можно выделить в особый этап, как мы это делаем для птиц (фиг. 19, 2).

У птиц онтогенез скелета, а, повидимому, и некоторых других органов, можно разбить на пять этапов. На основании работ академика И. Шмальгаузена и Нидхема, можно сделать заключение, что первые недели развития в яйце мощным морфогенным фактором являются продукты белкового распада (мочевая кислота, мочевина, аммиак).

На прилагаемой диаграмме фиг. 19, 2 этот этап обозначен цифрой III. За третьим этапом следует четвертый этап, на котором выступает мощный морфогенный фактор: гормоны желез внутренней секреции (щитовидная, половые).

Как у млекопитающих, так и у птиц в конце онтогенеза мощную



Фиг. 19. 1 — этапы развития скелета млекопитающих: I — этап лабильной детерминации, II — этап самодифференцировки, III — этап гормональный, IV — этап функциональный. III и IV этапы несколько перекрывают друг друга. 2 — развитие скелета птиц: I — этап лабильной детерминации, II — этап самодифференцировки, III — этап химической стимуляции (мочевина, моче́вая кислота, аммиак), IV — этап гормональный (щитовидная, половая, гипофиз), V — этап функциональный. IV и V этапы значительно перекрывают друг друга

морфогенную роль несет функция, под влиянием которой возникает очень много структур. По всей вероятности, морфогенная роль функции в развитии скелета начинается очень рано, еще в утробной жизни у млекопитающих и в конце насиживания у птиц, т. е. еще в начале гормонального этапа онтогенеза. С другой стороны, несомненно, что и гормоны могут влиять на развитие скелета на функциональном этапе.

До тех пор пока развитие скелета не исследовано с точки зрения возрастной «механики развития» или, выражаясь иначе, с точки зрения этапности онтогенеза, нельзя с большой точностью определить удельное значение в развитии скелета функции движения и гормонов и нельзя точно отграничить эти сильно перекрывающие друг друга этапы онтогенеза.

Необходимо отметить, что все наши диаграммы еще очень далеки от точности. Их недостаток в том, что, отображая в основном количество структур, возникающих на определенных этапах онтогенеза, они только приблизительно отражают относительную длительность каждого из этапов.

При окончательной обработке всех наших материалов мы поставимся там, где это будет возможно, не только отобразить в диаграммах количество структур, возникающих на определенных этапах онтогенеза, но и относительную длительность отдельных этапов онтогенеза.

Заканчивая эту главу, мы проанализируем с точки зрения этапности онтогенетического развития развитие хрусталика глаза у позвоночных животных.

По механике развития глаза, в особенности линзы, имеется очень много прекрасных работ, в которых многочисленные авторы (Sprengel, Lewis, Cron, Filatov, Ubisch и др.)¹ изучали влияние глазной чашки на развитие линзы.

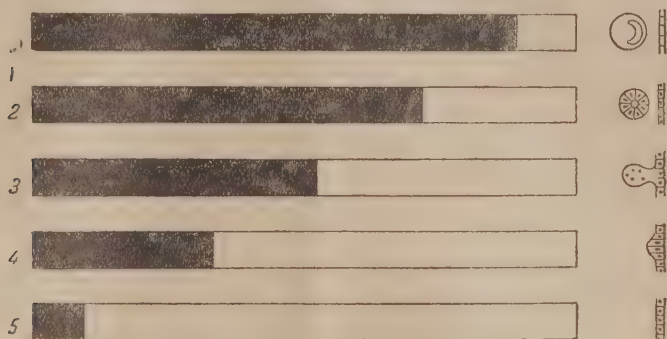
К сожалению, большинство авторов, работающих по глазу, интересовались преимущественно вопросом о влиянии глазной чашки на эктодерму при образовании линзы, не ставя своей задачей изучить все факторы как эндогенной, так и экзогенной природы, влияющие на развитие глаза. Из всех работ несколько особняком стоит работа Убиша, в которой он старается учесть влияние температуры на развитие линзы.

Развитие глаза и взаимоотношение глазной чашки с линзой исследованы на очень большом количестве форм, что дает возможность применить сравнительный метод анализа данных по механике развития глаза позвоночных животных и сделать некоторые общие выводы о закономерностях, как онто-, так и филогенетического развития.

¹ Подробная сводка дана Мангольдтом («Ergebnisse Anatomie», 7, 1931)

Животных, последованных по способу развития их глаза, можно расположить, на основании имеющихся данных, в ряд, изображенный на диаграмме (фиг. 20).

Все данные по механике развития глаза говорят за то, что линза образуется из эктодермы головы под влиянием глазной чаши, но у целого ряда форм имеется еще какой-то второй морфогенный фактор, под влиянием которого в случае удаления зачатка глазной чаши развивается линза.



Фиг. 20. Развитие глазной линзы: 1 — зеленая лягушка (*Rana esculenta* и *Rana ridibunda*), рыбы, 2 — серая лягушка (*Rana temporaria*), 3 — жерлянка (*Bombinator*), 4 — *Rana palustris*, *Rana sylvaticus*, *Amblystoma p.*, 5 — *Salmandra m.*, тритон

К сожалению, до сих пор не удалось выяснить вопрос о природе и местонахождении этого второго фактора, вызывающего развитие линзы. По всей вероятности, этот второй фактор развития линзы лежит внутри самого линзообразовательного эпителия эктодермы, лежащей против глазного бокала, т. е. это будет случаем развития по типу самодифференцировки.

На прилагаемой диаграмме формы расположены в ряд (снизу вверх), в котором постепенно усиливается роль фактора «самодифференцировки». Темная часть показывает относительное количество структур линзы, образующихся по принципу самодифференцировки без участия глазной чаши, светлая часть графика показывает структуры, образующиеся при непремennom участии глазной чаши.

Для большей наглядности сбоку против каждого графика 1, 2, 3, 4, 5 схематично изображена ступень развития линзы из эктодермы при удалении зачатка глазного бокала. В самом нижнем графике 5 показан тип развития линзы, наиболее «зависимый» от глазной чаши, при удалении которого почти не заметно никаких изменений в эктодерме.

В графике 1 изображено развитие, когда без глазной чаши образуется утолщение эктодермы, а в графике 3 изображен тип

развития, когда без глазной чаши образуется значительный вырост эктодермы.

Наконец, на графике 2 изображен тип развития, когда без глазной чаши образуется уже настоящая обособленная, но плохо гистологически дифференцированная линза, и, наконец, на графике 1 изображен наиболее независимый от глазной чаши способ развития глазной линзы.

Из анализа нашей диаграммы можно сделать несколько теоретических выводов: 1) в ряде форм 5, 4, ..., 1 постепенно падает морфогенное значение глазной чаши и постепенно повышается способность липзообразующей эктодермы к самодифференцировке, т. е. усиливается значение второго морфогенного фактора, 2) иначе говоря, в ряду 5, 4, ..., 1 зависимое развитие постепенно приближается к независимому, происходит все большая и большая автоматизация эмбрионального процесса, наконец, 3) этот ряд показывает, как постепенно усиливается, возникает явление так называемого «двойного обеспечения».

Так называемое «независимое развитие» линзы от глазной чаши не есть чистый случай «независимого развития», так как хотя у *R. esculenta* и *R. ridibunda* и развивается хорошая линза без глазной чаши, т. е. в эксперименте происходит «независимое» развитие линзы, но в естественных условиях, как показали опыты Филатова и его ученицы Гостеевой, глазной бокал зеленой лягушки обладает способностью индуцировать в эктодерме хрусталик.

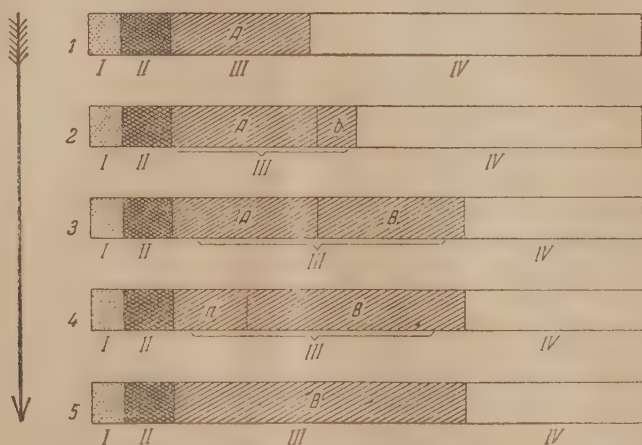
У зеленой лягушки мы встречаем очень ярко выраженный случай одновременного «зависимого» и «независимого» способа в развитии линзы, а у тигла 5 находим, повидимому, почти чистый случай одного «зависимого» способа развития.

Вместе со Шпеманом, Филатовым и Дюркеном мы считаем ряд 5, 4, ..., 1 за ряд филогенетический, показывающий нам направление, в котором происходит эволюция механики развития глаза. Мы отсюда видим, что эволюция онтогенеза хрусталика позвоночных животных шла от «зависимого» развития в сторону «независимого».

Хотя у высшего, наиболее прогрессивного типа развития, какой в настоящее время покуда описан у *R. esculenta* и *R. ridibunda* и нет еще абсолютной «независимости» в развитии хрусталика, но эта «независимость» все же очень резко выражена; по данным Гостеевой (1935), у зеленой лягушки способность глазной чаши индуцировать в эктодерме линзу выражена значительно слабее, чем у серой лягушки (*R. temporaria*).

Развитие по принципу «двойного обеспечения» с нашей точки зрения есть лишь одна из промежуточных ступеней в эволюции онтогенеза данного органа между резко выраженным «зависимым» развитием и резко выраженным «независимым» развитием.

Для того чтобы один способ эмбрионального развития перешел в другой способ, для того чтобы была разорвана более древняя корреляция и образовалась новая корреляция, необходимо пройти ступени одновременного существования двух цепей зависимости, что и принято называть «двойным обеспечением». При эволюции онтогенеза невозможно, чтобы фактор *A* сразу заменился фактором *B*, а далее фактором *C* и т. д. Развитие идет сначала под влиянием фактора *A*, затем прибавляется новый фактор *b*, играющий вначале еще заметную роль; постепенно эта роль усиливается, так что, наконец, развитие начинает идти под влиянием еще мощного древнего морфогенного фактора *A* и мощного нового фактора *B*. На этой



Фиг. 21. Схема, изображающая эволюцию онтогенеза. I—этап лабильной детерминации, II—этап самодифференцировки, III—этап химическо-гормональный, IV—этап функциональный

филогенетической стадии эволюции онтогенеза, когда развитие органа происходит под влиянием двух факторов *A* и *B*, достигает наивысшей степени развития по принципу «двойного обеспечения». На следующей стадии эволюции происходит постепенное ослабление древнего первичного морфогенетического фактора *A* и, наконец, развитие начинает происходить только под влиянием одного более молодого в филогенетическом отношении фактора *B* (фиг. 21). На этой схеме (фиг. 21) показано, как на III химическо-гормональном этапе древний морфологический фактор *A* постепенно замещается более молодым морфогенным фактором *B*, роль которого вначале (2) еще незначительна (*b*), затем его значение увеличивается и сравнивается со значением фактора *A*. На этой ступени (3) эволюции онтогенеза максимальной высоты достигает развитие по принципу «двойного обеспечения».

На следующей ступени (4) падает морфогенное значение древнего фактора A и увеличивается значение более молодого фактора B . На этой ступени эволюции онтогенеза развитие по принципу «двойного обеспечения» выражено уже очень слабо. Наконец, еще позднее (5) совершенно исчезает морфогенное значение фактора A (a), и развитие органа происходит только под влиянием филогенетически более молодого фактора B .

Этот процесс, конечно, может идти в филогенезе и дальше, и фактор B может смениться фактором C , пройдя предварительно опять стадию ($B+C$) двойного обеспечения.

В эволюции онтогенеза не обязательно проходит стадия только «двойного обеспечения», но во многих случаях проходит стадия «множественного обеспечения», т. е. когда данный морфогенез происходит под влиянием трех или более факторов ($A+B+C+\dots$). В дальнейшей эволюции более древние факторы A и B постепенно будут ослабевать, а фактор C усиливаться, пока он не останется единственным морфогенным фактором.

Явление «двойного» и «множественного обеспечения» очень широко распространено в онтогенезе позвоночных животных; мы в настоящей краткой статье не имеем возможности проанализировать все случаи, описанные в литературе, и ограничимся сейчас только упоминанием нескольких примеров.

По данным целого ряда авторов роговица глаза амфибий может развиваться под влиянием только одного хрусталика при отсутствии глазной чашки и может развиваться при отсутствии хрусталика под влиянием индукции одной глазной чашки. Эти факты ясно говорят за то, что роговица амфибий, а, повидимому, и некоторых других позвоночных развивается под влиянием по крайней мере двух морфогенных факторов, т. е. по способу «двойного обеспечения».

Принято считать, что рога северного оленя являются признаком независимости от полового гормона, но как по данным Ясоби (1931), так и по нашим личным материалам, собранным на Кольском полуострове, у северного оленя в развитии его рогов хотя и имеется ярко выраженная независимость от половых желез, но имеется и ряд признаков, указывающих на то, что корреляция с половыми железами еще не совсем порвана.

На сохранение связи в развитии рогов северного оленя с половыми гормонами указывают следующие факты: 1) у полных кастратов рога не очищаются от шерсти, а если и очищаются, то очень поздно; очевидно, для достижения последней стадии своего развития (очищение рогов) необходимо присутствие в крови полового гормона; 2) холостые самки сбрасывают рога в марте и апреле, а беременные самки сбрасывают рога в мае и июне, через 3—5 дней после отела

что указывает на тесную связь в развитии рогов самок с их половым циклом, повидимому, с плацентой и желтым телом беременности.

Наконец, и данные о времени сброса рогов северного оленя в зависимости от их возраста тоже говорят за вероятную связь развития рогов от состояния половых желез. Старые олени сбрасывают рога в ноябре и декабре, годовики — в конце зимы, двухлетки — в феврале и марте и трехлетки — в декабре и феврале.

По нашим личным данным на Кольском полуострове «хирвус», т. е. бык в стаде самок, сейчас же после спаривания и роспуска своего стада сбрасывает свои рога, а кастрированные быки сбрасывают свой рога только в конце зимы.

Все эти данные определенно указывают, что в развитии рогов северного оленя одновременно имеет место «зависимое» и «независимое» развитие, т. е. имеется двойное обеспечение, но с сильным доминированием независимого развития, в то время как у благородных оленей доминирует «зависимое» от полового гормона развитие.

Собственно говоря, развитие всех вторичнополовых признаков представляет различные ступени возникновения или деградации развития по принципу «двойного обеспечения». Мозоли серой лягушки (Steinach, 1894) и рефлекс обхватывания самцом самки сохраняется в ослабленном виде и у кастратов, то же самое и у самца тритонов после кастрации весной появляется гребень и белая полоса на хвосте.

При поздней полной кастрации жеребцов и других животных сохраняется способность к спариванию.

Все эти примеры, которые можно значительно умножить, показывают, что большинство вторичнополовых признаков в своем развитии и проявлении определяются несколькими факторами, т. е. их развитие чаще всего происходит по типу «двойного обеспечения». К сожалению, пока еще очень мало имеется сравнительного материала по «механике развития» вторичнополовых признаков, которые, несомненно, являются очень удобным объектом для изучения эволюции онтогенеза.

Заканчивая эту главу, можно сделать общий вывод, что проанализированные нами выше онтогенезы можно довольно легко разбить на этапы, которые характеризуются тем, что на каждом этапе онтогенеза можно выделить ведущие морфогенные факторы.

Только изучив этапность онтогенеза и специфику его этапов, можно овладеть управлением развития животного и человека.

Сравнение онтогенезов по тем органам, по которым нам удалось собрать сравнительный материал (почки, легкое, жабры, глаза, скелет и др.), показало, что онтогенезы резко отличаются друг от друга, как по количеству этапов, так и по факторам эмбрионального развития. Все эти данные по сравнительному изучению «механики раз-

вития» различных систем органов дают нам право сделать общий вывод, что при эволюции органического мира не только эволюировала форма, строение организма, но эволюировал и способ развития от яйца до взрослого состояния, т. е. эволюировал онтогенез этих форм. Те онтогенетические корреляции, которые мы наблюдаем при развитии ныне живущих форм, все типы «зависимого» и «независимого» развития, все случаи «двойного» и «множественного» обеспечения являются лишь определенными ступенями непрерывного эволюционного изменения онтогенетического развития.

Филетическая высота «способа онтогенетического развития» органов различных животных очень различна: у одних мы встречаем очень примитивное, первичное, у других более прогрессивное состояние. Даже органы у одного и того же животного могут проходить различные ступени способа онтогенетического развития, — одни по этому признаку будут более прогрессивными, другие более примитивными.

Опираясь на деление онтогенеза на два основных этапа — «дофункциональный» и «функциональный», изученные лично нами в последние годы, мы постараемся определить в следующей главе некоторые общие закономерности эволюции онтогенеза позвоночных животных.

Филогенез механики индивидуального развития

На основании произведенного нами анализа литературы и ряда наших личных морфологических и экспериментальных работ за последние годы мы можем сделать некоторые общие выводы по проблеме о роли функции в онтогенезе животных. Не имея возможности в настоящей краткой статье сделать все выводы из накопившегося у нас материала, мы пока ограничимся двумя положениями.

Прежде всего мы можем подтвердить общую схему В. Ру, гласящую, что в эмбриональном развитии каждого органа имеются два основных этапа — дофункциональный и функциональный; схема эта является в общих чертах правильной. На целом ряде органов (мочеточник, жабры, легкие, глаза) нам удалось экспериментально показать, какова в их онтогенезе морфогенная роль функции. Специально поставленными экспериментами мы получили возможность выяснить, что, лишая органы возможности выполнять свою дефинитивную функцию (функцию взрослых органов) с самого начала их формирования, мы вызываем значительное недоразвитие, рудиментарность этих органов вследствие выпадения более поздних стадий их эмбрионального развития. Анализ как литературных данных, так и наших личных экспериментов ясно показал, что для некоторых органов и у некоторых животных морфогенная роль функции очень велика.

Принимая схему В. Ру и считая ее, как «схему», в общих чертах правильной, мы считаем необходимым отметить, что нельзя пови-мать подразделения на этапы (на наших схемах — черное и белое) в абсолютном смысле. Эти подразделения онтогенеза, конечно, относительны. Нам теперь хорошо известно, что органы начинают еще на стадии первых закладок оказывать значительное влияние на развитие других зачатков органов. Классическими примерами таких воздействий являются глазной бокал, индуцирующий развитие линзы, слуховой пузырек, вызывающий вокруг себя развитие хряща, и, наконец, губа бластопора, индуцирующая все осевые органы зародыша. Все органы уже на самых ранних стадиях своего развития вступают в сложнейшие взаимосвязи друг с другом, и в этом заключается их «эмбриональная» функция. Но хотя зачатки органов и функционируют в вышеописанном смысле, мы считаем целесообразным эти «эмбриональные функции» выделить в особую группу деятельности органов и не смешивать их с обычным понятием «функции органов», под которым подразумевается дефинитивная основная деятельность органов (у мышц — сокращение, у легких — дыхание и т. д.).

Под функциональным периодом в развитии органа мы вместе с В. Ру подразумеваем именно эту дефинитивную функцию и изучаем ее морфогенную роль. Было бы целесообразным эмбриональную деятельность органов не называть «функцией», а дать ей другое наименование, например «эмбриональные взаимосвязи». В «дофункциональный период» развития органов (черный цвет наших схем) органы развиваются под воздействием «эндогенных» факторов; ведущую роль среди этих факторов выполняют именно «эмбриональные связи» химического и динамического порядка. По всей вероятности, эмбриональная деятельность зачатков органов, которая чаще всего, повидимому, носит инкреторный характер, выполняет тоже морфогенную роль для этих зачатков, но какова эта роль — сейчас ничего не известно. Необходимо сделать еще одну оговорку по поводу различных этапов эмбрионального развития, именно: структуры, возникающие как в первый этап онтогенеза, так и во второй, функциональный, этап, являются признаками, обусловленными наследственным веществом, свойственным данному генотипу. Поэтому между этими двумя категориями структур (дофункциональных и функциональных) принципиальной разницы нет; оба типа определяются наследственной массой, но они отличаются в способе своего фенотипического осуществления; для выявления в фенотипе «дофункциональных» структур необходимо сочетание факторов наследственного вещества и сложных химических и динамических факторов внутренней среды зародыша.

Для выявления в фенотипе «функциональных» структур необходимо комплексное действие: 1) факторов наследственного вещества,

2) факторов внутренней среды (гормоны и пр.) и 3) функции органа. Для первой категории структур ведущими факторами их развития являются химические вещества внутренней среды зародыша, для второй — функция органов.

Как раз на основании этих «ведущих» факторов мы резко подразделяем онтогенез на различные этапы и считаем, что именно сейчас своевременно даже несколько заострить вопрос, для того чтобы поставить в поле зрения исследователей гетерогенность факторов эмбрионального развития, — явление, на которое до самого последнего времени обращали очень мало внимания. Если же мы откажемся от выделения «ведущих» факторов и от подразделения на этапы на том основании, что функционируют и зачатки и взрослые органы, что наследственные эндогенные факторы действуют на всех этапах развития, то этим мы сильно затормозим дальнейшее изучение закономерностей онтогенетического развития и надолго задержим механику развития в тем тупике, в который она в настоящее время попала.

Помимо механики развития сейчас поставлена задача детально изучить возрастные изменения онтогенеза, вскрыть специфичность различных этапов, найти то, что их отличает друг от друга, не забывая в то же время, что эта гетерогенность морфогенетических факторов эмбрионального развития разыгрывается на некотором общем целостном фоне, на некотором биологическом единстве, обусловленном филогенезом, историей организмов.

Мы приходим далее ко второму выводу. Сравнивая развитие позвоночных животных между собой, мы видим, что морфогенная роль функции не одинакова у разных представителей этой группы: у одних форм морфогенная роль функции велика, у других она значительно меньше. На фиг. 22 мы разместили, идя снизу вверх, формы, у которых постепенно убывает морфогенное значение функции и повышается морфогенная роль эндогенных факторов. Из рассмотрения этих фигур ясно следует, что у более примитивных форм роль функции как морфогенетического фактора значительно больше, чем у более прогрессивных форм. В то же время роль эндогенных факторов онтогенетического развития велика у прогрессивных форм и незначительна у более примитивных.

Анализируя наши данные по сравнительной механике развития по мере наружных жабр и легких ныне живущих форм, мы имеем достаточно оснований сделать очень важный теоретический вывод, что в филогенезе постепенно падает морфогенная роль функции и прогрессивно повышается роль эндогенных факторов эмбрионального развития; происходит постепенная эмансипация эмбрионального развития от внешних факторов: эволюция механики индивидуального развития идет от эпигенеза к преформации, от недетерми-

нированного развития к детерминированному. Не имея возможности в этой статье со всей полнотой проанализировать устанавливаемую нами эволюцию механики индивидуального развития, мы остановимся только на разделе, имеющем непосредственное отношение к проблеме формы и функции.

На основании имеющегося сейчас материала можно утверждать, что постепенно в филогенезе роль функции как морфогенетического фактора заменяется хими-

ческими веществами внутренней среды организма.

Так, в ряду амфибий, у низших представителей этой группы, легочные альвеолы возникают при непре-

менном условии дыхания легкими, а у высшей формы, например жабы, эти же

структуры возникают под влиянием гормона щитовидной железы. Есть осно-

вание предполагать, что гормоны являются филогенетически более поздними

факторами индивидуального развития, сменившими в филогенезе более древние

функциональные факторы. По всей вероятности, когда орган достигает «гормонального этапа» своего филогенеза, т. е. когда его разви-

тие начинает стимулироваться каким-либо гормоном, то при дальнейшем прогрессивном разви-

тии данного животного первичный гормон А может заместиться гормоном В и т. д. Все факторы эмбрионального развития, в том числе и гормоны, носят характер «условных» временных морфогенных стимуляторов, которые, подобно образованию условных связей, легко могут друг друга сменять как во время одного индивидуального цикла развития, так и в филогенезе. На основании всего имеющегося в настоящее время литературного и нашего собственного материала мы имеем возможность наметить общее направление эволюции механизма индивидуального развития, выделив несколько этапов, характеризующихся преобладанием то одних, то других факторов эмбрионального развития.

По всей вероятности, когда орган достигает «гормонального этапа» своего филогенеза, т. е. когда его разви-

тие начинает стимулироваться каким-либо гормоном, то при дальнейшем прогрессивном разви-

тии данного животного первичный гормон А может заместиться гормоном В и т. д. Все факторы эмбрионального развития, в том числе и гормоны, носят характер «условных» временных морфогенных стимуляторов, которые, подобно образованию условных связей, легко могут друг друга сменять как во время одного индивидуального цикла развития, так и в филогенезе. На основании всего имеющегося в настоящее время литературного и нашего собственного материала мы имеем возможность наметить общее направление эволюции механизма индивидуального развития, выделив несколько этапов, характеризующихся преобладанием то одних, то других факторов эмбрионального развития.

По всей вероятности, когда орган достигает «гормонального этапа» своего филогенеза, т. е. когда его разви-

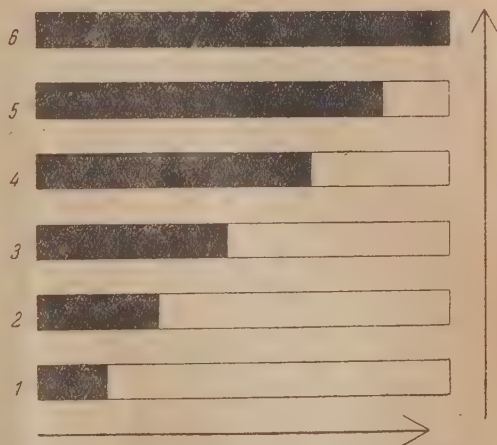
тие начинает стимулироваться каким-либо гормоном, то при дальнейшем прогрессивном разви-

тии данного животного первичный гормон А может заместиться гормоном В и т. д. Все факторы эмбрионального развития, в том числе и гормоны, носят характер «условных» временных морфогенных стимуляторов, которые, подобно образованию условных связей, легко могут друг друга сменять как во время одного индивидуального цикла развития, так и в филогенезе. На основании всего имеющегося в настоящее время литературного и нашего собственного материала мы имеем возможность наметить общее направление эволюции механизма индивидуального развития, выделив несколько этапов, характеризующихся преобладанием то одних, то других факторов эмбрионального развития.

По всей вероятности, когда орган достигает «гормонального этапа» своего филогенеза, т. е. когда его разви-

тие начинает стимулироваться каким-либо гормоном, то при дальнейшем прогрессивном разви-

тии данного животного первичный гормон А может заместиться гормоном В и т. д. Все факторы эмбрионального развития, в том числе и гормоны, носят характер «условных» временных морфогенных стимуляторов, которые, подобно образованию условных связей, легко могут друг друга сменять как во время одного индивидуального цикла развития, так и в филогенезе. На основании всего имеющегося в настоящее время литературного и нашего собственного материала мы имеем возможность наметить общее направление эволюции механизма индивидуального развития, выделив несколько этапов, характеризующихся преобладанием то одних, то других факторов эмбрионального развития.



Фиг. 22. Схема, иллюстрирующая уменьшение в филогенетическом ряду роли функции в онтогенетическом развитии органов и увеличение роли внутренних химических факторов развития. Черным цветом обозначен дофункциональный период (и функциональные структуры), белым — функциональный период (функциональные структуры) в развитии какого-либо органа. Горизонтальная стрела показывает течение онтогенеза, а вертикальная — течение филогенеза

I наиболее ранний этап филогенеза. На первом этапе ведущую роль в морфогенезе индивидуального развития играли внешние воздействия среды и функции развивающихся органов, роль «внутренних» факторов на этом этапе была незначительной. Этот этап можно назвать этапом «функционального осуществления формы». Но и этот «функциональный этап» филогенеза в свою очередь разложим на несколько этапов; функциональный фактор осуществления признаков тоже менялся, проделывая свою эволюцию. Так, повидимому, в филогенезе легких на функциональном этапе сначала формативным фактором развития было физическое растяжение легкого воздухом при вдохе, затем ведущую формативную роль приняли на себя повышение окислительных процессов в теле животного при вдохе и накопление CO_2 при выдохе, т. е. ритмические колебания во внутренней среде CO_2 и O , что послужило переходом во второй большой этап филогенеза, когда ведущим морфогенным фактором явились химические вещества, выделяемые железами внутренней секреции. Как оказалось, у жаб такой железой является щитовидная.

II этап филогенеза. Уже в конце первого этапа филогенеза и тем более в начале второго от «функции» морфогенная роль переходит к химическим веществам внутренней среды зародыша. Среди этих химических веществ большую морфогенную роль на себя берут продукты обмена веществ (мочевина, мочевая кислота, молочная кислота, CO_2 и др.), постепенно заменяя морфогенную роль функции. Каким образом появляются в филогенезе химические морфогенные стимуляторы, яснее всего видно на легком и почках. Механика развития почек рыб и амфибий, как показали наши исследования, стоит как бы на переходной ступени между функциональным и гормональным типом морфогенеза. Мочевина, мочевая и молочная кислоты, накапливаясь в излишке в крови, повышают функцию, работу почек, выполняя роль функционально-трофического фактора, вызывающего отпочкование новых поколений почечных канальцев. Но эти же самые вещества, циркулируя в крови и в плазме тканей, т. е. во внутренней среде организма, ясно несут все признаки гормонов. Таким образом, для почек мочевина, мочевая и молочная кислоты играют одновременно и роль функциональных морфогенетических факторов и роль гормонов.

Как мы указывали выше, есть все основания предполагать, что на определенном этапе филогенеза морфогенная роль сложного функционального фактора, каким является дыхание легкого, заменяется одним из компонентов этого комплексного физиологического процесса, а именно колебанием в крови концентрации CO_2 — O . Но CO_2 и O являются для легкого, так же как и мочевая кислота для почек, одновременно морфогенетическим фактором «функциональ-

ного и гормонального» порядка. Таким образом, в филогенезе первыми прогормонами являются те химические вещества, которые интимно связаны с функцией данного органа, для почек и легкого это будут те вещества, которые они удаляют из крови, т. е. продукты обмена веществ (для почек — продукты белкового распада, для легкого — CO_2). Эти первичные прогормоны (продукты обмена веществ), являющиеся для легкого и почек одновременно и гормонами и морфогенетическими факторами функционального порядка, могут стать морфогенными стимуляторами для других органов, функции которых не имели никакого прямого отношения к этим химическим веществам. В тех случаях, когда такая корреляция возникает, упомянутые вещества станут для этих органов уже настоящими гормонами. Из данных Нидхема и И. И. Шмальгаузена, изучивших развитие цыпленка, можно сделать заключение, что мочевина, мочева и молочная кислоты на ранних стадиях морфогенеза цыпленка являются стимуляторами развития конечностей, легкого, мозга и глаза, т. е. по отношению этих органов эти вещества являются «морфогормонами». В конце второго этапа филогенеза органа морфогенная роль продуктов обмена веществ (прогормонов) падает и роль стимуляторов развития переходит к настоящим гормонам, инкретам желез внутренней секреции. На примерах с птицами мы видим, что в их онтогенезе до известной степени рекапитулируется филогенез механики развития их предков, так как на ранних стадиях онтогенеза морфогенную роль несут продукты обмена веществ (прогормоны) и лишь позднее вступают в действие инкреты желез внутренней секреции (половые, щитовидные и др.).

Когда определенный орган достигает своего гормонального этапа филогенеза и его морфогенез начинает стимулировать какой-нибудь гормон *A*, то эта корреляция между гормоном *A* и данным органом тоже носит временный характер. — это лишь временные связи. Морфогенная роль гормонов — временная, гормоны в филогенезе сменяют друг друга, вследствие чего данный морфогенез как бы передается из рук в руки, от одного гормона к другому.

Несмотря на скудность данных по сравнительной эндокринологии, все же удалось собрать довольно значительный материал, убедительно доказывающий наше предположение о замене в филогенезе одних гормонов другими. Так, из работ Уленгута (1928) по метаморфозу амфибий можно сделать вывод, что у бесхвостых амфибий гормон щитовидной железы влияет на развитие конечностей, а у более низкостоящей группы хвостатых амфибий тироксин не имеет влияния на развитие конечностей. У хвостатых амфибий развитие конечностей регулируется каким-то другим гормоном либо прогормоном. Есть все основания предполагать, что детальное изучение развития и в

частности метаморфоза амфибий, произведенное сравнительным методом на всех ныне живущих амфибиях, даст в высшей степени интересный результат и покажет различные степени связи определенных морфогенезов с гормонами у различных представителей класса амфибий. Интересный материал даст сравнительное изучение перення птиц и его зависимость от полового гормона. Анализ литературы последних лет по этому вопросу совершенно определенно показывает, что птиц можно расположить в ряд, в котором постепенно уменьшается зависимость оперения от гормонов половых желез. Ряд этот будет следующий: 1) кулики и чайки (Van Oordt, 1928, 1933, 1936), у которых брачный наряд самцов является признаком, зависимым от семенников; 2) куры, фазаны и утки (Завадовский и др.) — у самцов оперение от семенников не зависит, у самок — зависит; 3) воробьи (Новиков, 1935), у которых и самцовое и самочное оперение не зависит от половых гормонов¹.

Наконец, очень интересный ряд дают рога оленей, которые тоже ясно показывают постепенное ослабление связи рогов с гормонами половых желез; рога из «зависимого» полового признака становятся постепенно признаком «независимым»². Этот ряд следующий: 1) *Cervus elaphus* и *C. Dama* (развитие рогов зависит от семенников); 2) *C. Canadensis* и *C. Virginianus* (меньшая зависимость развития рогов от семенников); 3) саянский северный олень — самки безрогие и 4) остальные северные олени. Самцы и самки имеют рога, на развитие которых кастрация не оказывает никакого влияния (независимое развитие рогов).

Все эти примеры с вторичнополовыми признаками у птиц и млекопитающих показывают, что эти признаки, будучи на определенном этапе филогенеза «зависимыми» от полового гормона, постепенно освобождаются от этой зависимости, подпадая под влияние каких-то других гормонов. Биологи, работающие с вторичнополовыми признаками, должны сознательно применить сравнительный метод исследования и производить опыты с кастрацией, инъекцией гормонов и т. п. на большом количестве видов, принимая во внимание их систематическое положение. Только применяя сравнительный метод исследования, возможно будет разобраться в вопросе о происхождении и значении вторичнополовых признаков, одной из интереснейших и запутанных глав биологии.

III этап филогенеза. На третьем этапе филогенеза достигает-

¹ У кур, уток и воробьев производится кастрация, пересадка желез и впрыскивание фолликулина. У куликов и чаек обнаружена связь оперения самцов с половым гормоном, у чаек — методом кастрации, у куликов — гистологическим исследованием семенников и путем кастраций.

² Более подробный анализ перехода «зависимого» развития в «независимое» и более углубленный анализ вопроса об эволюции «механизма развития» вторичнополовых признаков мы предполагаем произвести в другой нашей статье.

ся почти полная эмансипация морфогенетических процессов как от внешних и функциональных, так и от химических факторов эндогенной среды организма; на этом этапе минимальное количество структур органа возникает в онтогенезе под влиянием функции и гормонов. Большая часть структур развивается по типу «самодифференцировки», т. е. факторы, стимулирующие развитие, находятся не внешне по отношению органа, как на предыдущих этапах, а внутри самого развивающегося органа. На этом конечном этапе филогенеза достигается полная автоматизация морфогенеза, его стереотипность, процесс детерминации «спускается» на самые ранние стадии развития (мозаичное дробление). На этом этапе максимально четкого развития достигает хромосомный аппарат, и внешняя среда почти исключительно воздействует на организм через этот аппарат, вызывая наиболее четкую мутационную изменчивость. По некоторым данным можно утверждать, что большинство признаков насекомых и, повидимому, довольно много признаков птиц достигли или достигают этого третьего «хромосомного» этапа эволюции механики развития.

Из позвоночных животных группа млекопитающих, в особенности ее высшие представители и человек, еще очень далека от этого третьего этапа, для них характерна очень сильно выраженная лабильность, интимная непосредственная связь (на всех этапах жизни — от яйца до смерти) через мощно развитую инкреторно-гуморально-нервную систему и через функцию¹ органов с внешней средой.

Если мы учтем эволюцию механики развития, то вполне естественно сделать предположение, что эволюция организмов, как и отдельных органов, протекала различно в различные геологические эпохи. Повидимому, особенности эволюционного процесса, его специфичность в различные геологические эпохи определяется эволюционной ступенью, на которой находится «механика развития» органов данной группы животных.

Находится ли орган в своем филогенезе на первом, «функциональном», этапе осуществления своей формы, на втором, «гормональном», или на третьем, «хромосомном», — является далеко не безразличным моментом для эволюционного процесса и для особенностей его течения. Наиболее продуктивным и быстрым в смысле видообразования, несомненно, является первый этап и отчасти второй; на этих этапах при изменении внешних условий очень легко и быстро возникают тонко адаптированные формы, и притом сразу в большом количестве. Другое дело третий, старческий, этап эволюции. Новые формы возникают относительно редко, причем огром-

¹ На втором «гормональном» этапе филогенеза морфогенная роль функции еще очень велика, и все органы заканчивают свое развитие под воздействием своей функции. Напомним, что у человека развитие легкого заканчивается только около 7—8-летнего возраста.

ное большинство «мутаций» имеет либо безразличный, либо отрицательный характер, естественному отбору дается трудная задача отыскивать и поддерживать редкие адаптивного порядка мутации. Прогрессивная адаптивная эволюция на третьем этапе должна идти очень медленно; зато на этом этапе надо ожидать большое разнообразие безразличных признаков и исключительное богатство видами. Формы, достигшие третьего этапа своего филогенеза, при резком изменении внешних условий обитания, будучи фенотипически мало лабильными, должны легко вымирать. Весьма вероятно, что многие группы позвоночных животных, достигшие в древние геологические эпохи пышного расцвета, как по размерам, так и по разнообразию видов (например вымершие рептилии), вымерли тогда, когда достигли именно третьего этапа своей эволюции. Необходимо отметить еще одно очень важное явление, вытекающее из анализа механики индивидуального развития, а именно, что различные органы проделывают свою эволюцию с точки зрения «механики развития» с различной скоростью. У ныне живущих форм одни органы могут развиваться по примитивному типу, другие же по более прогрессивному.

Углубленное изучение этих гетерохроний в механике развития различных органов одного животного и одного и того же органа в различных группах животных имеет огромное теоретическое значение; эволюционная «механика развития» должна перейти к методу «сравнительного» исследования и для всех систем органов на обширном сравнительном материале установить типы и филогенетическую древность способов эмбрионального развития (функциональный, прогормональный, гормональный и хромосомный).

Насколько для эволюционного процесса важен «тип механики развития» или, выражаясь иначе, насколько онтогенез определяет филогенез, мы иллюстрируем примером из филогенетической рудиментации органов. Выше нами было показано, что имеется несколько типов онтогенетического развития органов, — один, когда большая часть структур возникает под влиянием функции, и другой, когда почти все структуры возникают независимо от функции со всеми между ними мыслимыми переходами, что дает нам возможность несколько глубже проникнуть в закономерности филогенетической рудиментации. Совершенно очевидно, что если в филогенезе с пути прогрессивной эволюции данный орган вследствие уменьшения или полного выпадения его функции вступает на путь своей рудиментации, то начальные стадии такой рудиментации будут определяться типом онтогенеза данного органа. Если бы аксолотли попали в очень глубокие водоемы, где они не могли бы подниматься на поверхность воды, и их легкие перестали бы функционировать в качестве органа дыхания, то с первого поколения легкие стало бы рудиментарным, останавливаясь в своем развитии на очень ранней

ступени (фиг. 6 и 9). У этих аксолотлей выпали бы сразу из их онтогенеза все более поздние стадии развития их легкого (стадии II и III). Совершенно иначе обстояло бы дело с водными амфибиями, у которых легкое в онтогенезе развивалось бы по «независимому» типу, как это имеет место у современных жаб. Попад в глубокие водоемы, они в первых поколениях не обнаружили бы резкой рудиментации структуры своего легкого, легкое сохранило бы свою типичную структуру, но количество легочных альвеол изменилось бы, и рудиментация такого легкого была бы незначительной. Наконец, крайний случай этого ряда тот, когда мы имеем совершенно «независимое» от функции развитие органа. В этом случае выпадение в филогенезе функции этого органа в первых поколениях не вызовет никаких признаков рудиментации. Повидимому, упорное сохранение у китообразных в толще мышц в течение огромного количества поколений рудиментов задних конечностей вызвано тем, что эти элементы скелета (таз и бедро) у предков китообразных развивались по типу «самодифференцировок», т. е. абсолютно независимо как от функции, так и от воздействия внутренней среды организма¹.

Из этих примеров совершенно ясно, что когда в филогенезе какой-либо орган с пути прогрессивной эволюции переходит вследствие выпадения или резкого ослабления своей функции на путь регрессивной эволюции, то степень его рудиментации определяется типом онтогенеза данного органа. Чем более «зависимо» развитие органа от его функции, тем большей рудиментации подвергается он; чем более независимо от функции его развитие, тем незначительней будет его рудиментация на первых этапах регрессивной эволюции. Необходимо подчеркнуть, что сформулированное нами положение относится к первым этапам рудиментации, что же касается дальнейших этапов рудиментации, ведущей к полному исчезновению органа, то акад. А. Н. Северцову удалось установить закон, по которому раз появившаяся рудиментация идет неуклонно в одном и том же направлении путем выпадения последних стадий онтогенеза вплоть до полного исчезновения органа. Части органа при рудиментации исчезают в обратной последовательности, с которой они образуются в онтогенезе. А. Н. Северцовым это показано на конечностях рептилий, Плате — на глазах, а нам удалось обнаружить это при рудиментации легкого хвостатых амфибий и в некоторых отделах мочеполовой системы. По всей вероятности, и закон рудиментации по типу выпадения последних стадий онтогенеза тоже лишь отражает в филогенезе (в случае регрессивной эволюции) закономерности механики индивидуального развития.

¹ Нами готовится к печати специальная работа, посвященная вопросу о значении закономерностей онтогенеза для филогенетической рудиментации органов.

Мы еще раз подчеркиваем, что только изучив сравнительным методом «механику индивидуального развития» ныне живущих форм, учитывая не только роль эндогенных факторов, но и морфогенную роль функции, и стараясь вскрыть исторически обусловленную взаимосвязь различных факторов морфогенеза, нам удастся подойти вплотную к проблеме формы и функции, проблеме, от разрешения которой зависит вскрытие «загадки жизни», т. е. разрешение вопроса, как возникла жизнь и в чем качество, специфичность жизни.

Всем, конечно, ясно, что основным атрибутом «живого» является его форма, которая динамична по своей природе, и, меняясь непрерывно в течение индивидуальной жизни, меняется в истории развития данной формы и по своему химическому составу. Совершенно очевидно, что основной проблемой биологии и является проблема становления органической формы во всем ее многообразии и сложности. В настоящей статье, как и в наших очередных работах, мы не ставим себе задачей всесторонне охватить эту огромную биологическую проблему. Мы взяли только одну грань этой многогранной проблемы, стараясь выяснить на основании литературы и наших личных работ, каково взаимоотношение функциональных и эндогенных факторов морфогенеза. Мы пришли к выводу, что филогенез механики индивидуального развития идет по линии превращения зависимого развития в независимое; недетерминированное развитие становится все более и более детерминированным, постепенно происходит все большая и большая «автоматизация» эмбрионального процесса и все большее и большее освобождение развития организма от влияния внешней среды. Функциональные факторы развития постепенно в филогенезе заменяются химическими факторами внутренней среды, которые называются гормонами.

Заключение

Вскрыть закономерности и создать теорию онтогенетического развития возможно лишь тогда, когда исследователи подойдут к «механике индивидуального развития», как к некоему «сгустку историй», когда на все взаимосвязи внутри развивающегося организма будут смотреть как на нечто временное, непрерывно меняющееся в истории вида. Одним словом, без изучения эволюции онтогенеза невозможно познать закономерности индивидуального развития и без знания последних почти невозможно подойти к углубленному изучению причин и закономерностей эволюционного процесса.

Остановимся кратко на тех практических запросах, которые к нам, биологам, предъявляет практика нашего социалистического строительства. Огромное практическое значение имеет овладение развитием как человеческого, так и животного и растительного организмов.

Перед нами стоит задача максимально использовать для разведения домашних животных и растений все неисчерпаемое разнообразие условий, которые встречаются на территории СССР, подыскав и создав многочисленные породы, которые будут максимально приспособлены к разнообразнейшим климатическим и кормовым условиям нашей страны.

Растениеводы и животноводы обычно идут двумя путями при научном освоении и использовании сельскохозяйственных ресурсов своей страны. Первый путь в настоящее время пользуется особой популярностью как у нас в СССР, так и в других странах,—это создание методом селекции и гибридизации новых пород растений и животных. В каждой стране селекционеры стараются вывести новые породы животных и новые сорта растений и охотно выписывают новые породы и сорта из других стран.

Способ селекции и гибридизации, несомненно, является очень важным, так как этим путем создаются совершенно новые породы и сорта, обладающие новыми качествами. Эволюция, совершенствование наших культурных сельскохозяйственных животных и растений происходила и происходит именно этим путем.

Техника и научное обоснование селекции и гибридизации в настоящее время достигли очень большой высоты. Единственно, что является еще узким местом этой области науки,—это еще относительно большие сроки, необходимые для выведения новых сортов и пород.

Второй путь до сих пор не пользуется большой популярностью и еще очень слабо научно разработан. Этот путь заключается в максимальном использовании всех наследственных возможностей, которые заложены в данном сорте растений, в данной породе животных. По существу все практики сельского хозяйства (колхозники, заведующие совхозами) идут именно по этому пути и из тех сортов и пород, которые они имеют в своем распоряжении, стараются максимально выжать все, что возможно при данных объективных условиях.

Слабое место этого второго пути, базирующегося на реализации в фенотипе всех возможных наследственных возможностей, заключается в том, что еще очень плохо изучены (и над этим мало кто задумывался) все условия, необходимые для реализации генотипических возможностей, и потому практики сельского хозяйства, идя этим путем вслепую, не могут достичь больших практических результатов.

Мы совершенно уверены, на основании целого ряда данных и в частности наших личных опытов, кратко изложенных в настоящей статье, что у животных и человека при их развитии до взрослого состояния далеко не у всех особей реализуются полностью все их

наследственные возможности, что у очень значительного процента происходит резкое недоразвитие целого ряда основных признаков.

Решающим моментом в развитии животного организма являются определенные этапы его развития, когда происходит формирование определенных систем органов; плохие недостаточные условия развития на этих «критических» этапах жизни кладут свой отпечаток на окончательное формирование конституции, на реализацию фенотипа, вызывая очень часто недоразвитие некоторых органов и общую или частную инфантильность. Различные формы инфантилизма на почве недоразвития целого ряда органов являются очень распространенным явлением как у человека, так и у животных.

Особенно богатый материал о значении внешних условий для реализации наследственных возможностей собран при изучении конституции человека и домашних парнокопытных.

Для человека теперь имеется достаточно данных, говорящих в пользу того, что те конституционные типы, на которых принято делить людей, не только имеют «зиготную» обусловленность, но что конечный результат, «фенотип», есть следствие воспитания и воздействия различных внешних факторов; таким образом, практически очень трудно строго разграничить, какие признаки строго конституциональные, а какие вызваны внешними условиями (Ю. Бауэр).

Все эти данные говорят за то, что настало время отбросить пренебрежительное отношение к так называемой «фенотипической изменчивости». Необходимо серьезно и углубленно заняться изучением условий как эндогенной среды организма, так и внешних по отношению организма условий, при которых происходит стопроцентное развитие всех признаков, определяемых данной наследственной массой.

Работы в этом направлении будут иметь не только теоретическое, но еще больше практическое значение. Несомненно, в организмах таятся огромные возможности, обусловленные их наследственным веществом. Одной из актуальнейших задач сейчас и является изучение, с одной стороны, этих возможностей, заключенных в человеке и в наших сельскохозяйственных растениях и животных, и, с другой — в овладении методикой, при помощи которой эти свойства, признаки, могут быть полностью реализованы.

Экспериментальная биология показывает, что очень много признаков, обусловленных наследственной массой (генотипом), никогда не реализуется в фенотипе, а многие никогда не реализовались и в прошлом.

Приведу несколько примеров, чтобы пояснить вышесказанное. Опыты с кастрацией уток, кур и фазанов показали, что самки этих птиц после кастрации одевают самцовое оперение, а у кур развивается еще самцовый гребень. У самцов тритона имеется более десятка мочеточников, а у самки тритона одинарный мочеточник; у кастри-

рованных самок тритона, к которым имплантировался семенник, тоже образуется около десятка мочеточников.

Таких примеров по вторичнополовым признакам можно привести много. Все они показывают, что экспериментально можно вызвать проявление таких признаков, которые у данного пола никогда в филогенезе не реализовались, а реализовались только у противоположного пола.

Целый ряд других опытов показывает, что экспериментально можно реализовать и такие свойства, которые никогда вообще не проявлялись у данного вида. Таковыми будут все случаи удвоения конечностей, удвоение голов, удвоение внутренних органов и, наконец, удвоение целых зародышей. Сюда же можно отнести и получение индукцией добавочных конечностей, добавочных линз у амфибий.

Таким образом, при постановке работы по изучению всех возможностей, тающихся в определенных генотипах, необходимо иметь в виду две группы признаков: наиболее важной группой будут все типические признаки данного вида, проявляющиеся в той или другой степени в каждой особи; ко второй группе следует отнести признаки, которые хотя потенциально и находятся в генотипе, но никогда при нормальном развитии не проявляются.

Коснемся кратко вопроса, какими путями должен пойти исследователь, чтобы вскрыть все богатства генотипических возможностей и научиться выявлять и развивать все богатство генотипа в фенотипе. Для достижения этого необходимо создать «возрастную сравнительную механику развития», которая должна установить для каждого интересующего нас животного этапы индивидуального развития и выявить специфичность этих этапов с точки зрения морфогенетических факторов, определяющих развитие тех или других органов животного.

Блестящий пример работ акад. Т. Д. Лысенко и И. В. Мичурина показывает, что мы стоим на правильном пути научного исследования и что, идя по нему, можно многое сделать для практики. Как известно, Т. Д. Лысенко ставит свои работы, имеющие огромное теоретическое и практическое значение, на базе изучения специфичности стадий развития растений.

Т. Д. Лысенко, изучив стадийность развития и действуя определенным образом (яровизация) на стадию прорастания семян, выявляет у растений целый ряд признаков, имеющих огромное практическое значение. Как известно, методом «яровизации» удается озимые пшеницы сделать яровыми, а яровизацией яровой пшеницы удается значительно ускорить созревание, что дает возможность значительного продвижения пшениц и других растений на север и примерно на 10% повышает урожайность.

Огромный успех И. В. Мичурина в деле выведения новых сортов ягодных и плодовых деревьев обусловлен именно тем, что Мичурин, не затрагивая генотипа, но внимательно изучив специфичность этапов в развитии ягодно-плодовых растений, изучив условия, необходимые для реализации в фенотипе ценных генотипических признаков, создал методом гибридизации огромное количество совершенно новых сортов растений, многие из которых, несомненно, сыграют большую роль в нашем садоводстве. То, что «мичуринские» сорта разводятся вегетативным способом, отводками и прививкой, и только при этих условиях сохраняют свои качества, для садоводов только удобно, давая возможность очень быстро умножать эти новые сорта растений, внедряя их в широкие колхозные массы.

Мы совершенно уверены, что дальнейшие работы ботаников по изучению стадийности развития растений, по изучению специфичности отдельных стадий развития вскроют еще много исключительно ценных свойств, заложенных в наследственной массе наших сельскохозяйственных растений, свойств, которые слабо реализуются при обычном развитии, но которые могут быть реализованы на основе изучения закономерностей стадийного развития.

Совершенно то же самое можно сказать о животных и человеке. Когда мы будем знать этапность индивидуального развития, будем знать, какие морфогенетические факторы действуют на определенных этапах развития, то мы овладеем процессом развития и сможем им управлять.

Особенно большое значение для максимальной реализации наследственных задатков для человека и животных имеют гормональный и функциональный этапы, когда правильное и достаточное выделение в кровяное русло инкретов желез внутренней секреции и максимальное функционирование молодых растущих органов является ответственным за степень реализации в фенотипе генотипических потенций.

Углубленное изучение морфогенетической роли функции развивающихся молодых органов, точное установление возрастных стадий, во время которых ведущую роль в развитии играет функция, являются с нашей точки зрения одним из самых мощных моментов для сознательного овладения развитием.

Овладение функциональным этапом индивидуального развития является потому еще наиболее важным в управлении развитием, что, используя «функциональный» фактор, мы пользуемся самым естественным, простым способом стимуляции развития, способом, наиболее доступным для широкого применения в практике.

Все попытки, производимые в последнее время воздействием гормональных факторов (впрыскиванием, скормливанием, имплантацией желез), регулировать развитие являются очень неестественным спо-

собом воздействия и, имея, конечно, огромное клиническое значение, повидимому, никогда не найдут широкого применения в практике сельского хозяйства и в практике воспитания человека.

Для того чтобы суметь и через эндокринную систему гуморальным путем регулировать и управлять развитием, нужно пойти по совершенно другому пути, чем идут сейчас. Для этого нужно детально образом изучить по этапам, под влиянием каких морфогенных факторов происходит индивидуальное развитие инкреторных желез. Овладев ходом нормального развития инкреторных желез, биологипрактики получат мощный метод естественного воздействия на развитие организмов.

Комбинируя морфогенную роль функции растущих органов на функциональном этапе их развития и овладев нормальным ходом развития инкреторного аппарата, будет уже легко направлять развитие организма как целого и его определенных органов в нужном направлении.

Наряду с дальнейшим развитием методов выращивания при помощи селекции и гибридизации новых пород сельскохозяйственных животных, необходимо самыми быстрыми темпами начать изучение огромных потенциальных наследственных возможностей, тающихся в организмах и редко полностью реализуемых в фенотипе.

Выжать из генотипов наших сельскохозяйственных животных и сортов растений все, что они в себе гаят, является актуальнейшей задачей и социальным заказом нашей эпохи.

Институт эволюционной
морфологии и палеозоологии.
Академия Наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bauer Julius. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd. 17, 1926.
2. Ekman G., Über die Entstehung von Kiemenfäden und Kiemenspalten aus transplantiertem ortsfremdem Ektoderm bei Bombyx.
3. Ekman G., Gegenbaurs Morphol. Jahrbuch., Bd. 47, 1913.
4. Ekman G., Neue experimentelle Beiträge zur frühesten Entwicklung der Kiemenregion und Vorderextremität der Anuren. Societ. Scientiarum Fennica, 1924.
5. Filatow D., Roux' Arch., Bd. 105, 1925.
6. Filatow D., Arch. mikr. Anat. u. Entw. Mech., Bd. 104, 1925.
7. Fischer F., Zur chemischen Kenntnis der Induktionsreize in der Embryonalentwicklung, Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1935.
8. Гостеева М., Биологический журнал, т. IV, 1935.
9. Harrison, Biol. Bull., v. XLI, 1921.
10. Hilber H., Morph. Jahrb., Bd. 71, 1932.
11. Лысенко Т. и Прозент И., Селекция и теория стадийного развития растений, 1935.

12. Лысенко Т. и Степаенко Ф., Яровизация сельскохозяйственных растений, 1935.
13. Maschkowzeff A., Vorläuf. Mitt. Anat. Anz., Bd. 59, 1924/25.
14. Maschkowzeff A., Zool. Jahrb., Bd. 48, 1926.
15. Maschkowzeff A., Zool. Jahrb., Bd. 58, 1934.
16. Maschkowzeff A., Zool. Jahrb., Bd. 59, 1934.
17. Maschkowzeff A., Zool. Jahrb., Bd. 54, 1934.
18. Maschkowzeff A., Morph. Jahrb., Bd. 47, 1934.
19. Машковцев А., Труды Лаборатории эволюционной морфологии Академии Наук СССР, т. II, 1935.
20. Moser F., Arch. mikr. Anat., Bd. 60, 1902.
21. Мичурин И. В., Итоги шестидесятилетней работы, 1936.
22. Narath A. P., Semon. Zool. Forschungsreisen, Bd. 11, 1896.
23. Roux W., Kampf der Teile, 1892.
24. Roux W., Arch. f. Entw. Mech., Bd. 46, 1920.
25. Rotman, Roux' Arch. f. Entw. Mech., 1935.
26. Schmalhausen I., Roux' Arch. f. Entw. Mech., Bd. 108, H. 2, 1926.
27. Schmalhausen I., Idem, Bd. 109, H. 4, 1927.
28. Шмидт Г. А., Морфологическое значение эктодермы в образовании слухового пузырька и наружных жабер при ксенопластическом эксперименте.
29. Шмидт Г. А., Архив биологических наук, т. 39, 1935.
30. Stöhr Ph., Roux' Arch. f. Entw. Mech., Bd. 124, 1931.
31. Strukow, Ztschr. f. Anat. u. Entw., Bd. 98, 1932.
32. Sewertzoff A., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.
33. Sewertzoff A., Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 53, 1931.

**A. A. MASCHKOWZEFF. ENDOGENER UND EXOGENER
FAKTORENWECHSEL DER EMBRYONALEN ENTWICKLUNG DER
ONTOGENESE UND PHYLOGENESE**

ZUSAMMENFASSUNG

Die vergleichende Morphologie seit der Mitte des 18. Jahrhunderts wurde nach der Grundlegung der Evolutionslehre von Ch. Darwin zur Evolutionsmorphologie. Die Evolutionsmorphologie der nachdarwinischen Periode arbeitete in zwei Hauptrichtungen. Die eine Richtung stellte sich zur Aufgabe die Feststellung der Phylogenese der Tiergruppen, während die andere, vom Organismus als Ganzes absehend, die Evolution der einzelnen Organe erforschte (Evolution der Extremitäten, des Kopfes, des Nervensystems u. s. w.).

Im letzten Jahrzehnt schlug der Akad. A. N. Sewertzoff eine neue Richtung in der Evolutionsmorphologie ein, welche, auf den morphologischen und phylogenetischen Untersuchungen basierend, sich die Aufgabe stellt, die Genese der morphologischen Evolution aufzudecken und an die Untersuchung der Ursache der Evolution heranzugehen. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen in dieser neuen Richtung hat A. N. Sewertzoff in seinem Buche «Morphologische Gesetzmässigkeiten des Evolutionsprozesses» dargelegt.

Bei der Durcharbeitung des Problems der Gesetzmässigkeiten der morphologischen Entwicklung, beim Aufspüren von Wegen, auf denen

man die Aufdeckung einiger führender Grundgesetze der Evolution erhoffen konnte, kamen wir, Mitarbeiter von A. N. Sewertzoff, zu dem Schluss, dass zur Lösung der uns gestellten neuen Aufgaben die Methodik unserer Untersuchungen erweitert werden müsse. Wir kamen zu dem Schluss, dass neben der Anwendung der klassischen alten Methoden, die sich im Laufe einiger Jahrzehnte bewährt haben, wie die embryologische, vergleichende anatomische und paläontologische Methode, noch die experimentelle Methode und die ökologischbiologische Untersuchung hinzu kommen müsse.

Besonders viel muss unserer Meinung nach zur Aufdeckung der Gesetzmässigkeiten der historischen Entwicklung der Tierwelt die «Mechanik der embryonalen Entwicklung» beitragen; es muss aber bemerkt werden, dass die moderne «Entwicklungsmechanik», welche nicht an die Ontogenese als ein gewisses historisches Kondensat herantritt und welche die vergleichende und historische Methode nicht verwendet, sehr wenig zur Aufdeckung der Gesetze des Evolutionsprozesses gibt. Diese Ignorierung der historischen Untersuchungsmethode durch die Experimentalembryologen, die in ihren Untersuchungen den Evolutionsgedanken unbenutzt lassen, ist dadurch bedingt, dass vor den «Entwicklungsmechanikern» eine ungeheure Fülle eigener, höchst aktueller Probleme steht, um deren Lösung die Mehrzahl der Experimentalbiologen ringt.

Die Experimentalbiologen, die sich mit historischen Fragen nicht befassen, streben die Lösung einer ganzen Reihe höchst interessanter Probleme an, die im Zusammenhange mit der Erforschung der Entwicklung stehen und der Ursachen und Bedingungen, als Folge derer sich das Ei in einen komplizierten Organismus umwandelt (Determinationsproblem, Induktion, Chemismus der induzierten Stoffe, Chemismus der Hormone u. s. w.).

Das statische Moment, welches in der experimentellen Embryologie herrscht und welches durch die Aufgaben bedingt ist, welche sich die Forscher, die auf diesem Gebiete arbeiten, gestellt haben, zeigt mit voller Klarheit, dass die Einführung der historischen Untersuchungsmethode in die experimentelle Embryologie und die Schaffung einer Evolutionstheorie der Ontogenese heutzutage vollkommen den Evolutionsmorphologen zufällt, d. h. dem Institut für Evolutionsmorphologie und Paläozoologie der Akademie der Wissenschaften der UdSSR.

Es ist ganz offensichtlich, dass, wenn wir Evolutionsmorphologen die Grundlinien und Prinzipien der Evolution der Ontogenese, der Evolution der «Art der Verwirklichung» angeben, dies nicht nur sehr viel zur Aufdeckung der Gesetze der phylogenetischen Entwicklung bringen wird, sondern eine neue schöpferische Strömung selbst in der klassischen Experimentalembryologie hervorrufen wird. Das Hauptmoment, das uns Evolutionsmorphologen veranlasst, uns mit der ver-

gleichenden, evolutionären «Mechanik der individuellen Entwicklung» zu beschäftigen, liegt darin, dass wir in der «Mechanik der individuellen Entwicklung» die Widerspiegelung der historischen Gesetzmässigkeiten des phylogenetischen Prozesses finden müssen.

Hierzu beschritten wir den Weg einer richtigen historischen Untersuchung der Mechanik der individuellen Entwicklung, welche konkret in folgenden zwei Momenten besteht:

1) Wir stellten uns zur Aufgabe, nicht wie es die klassische Entwicklungsmechanik tut, irgendeinen Abschnitt aus der Ontogenese zu erforschen, sondern an die Ontogenese als Ganzes heranzutreten, wobei wir sie nicht als eine zufällige Aufeinanderfolge der verschiedenen Entwicklungsstadien ansehen, sondern als einen gewissen zeitlichen Prozess, der vom Beginn der Eiteilung bis schliesslich zum geschlechtsreifen Zustand des Einzelwesens verläuft. Bei dieser Untersuchung stellen wir uns die Analyse der Grundstadien der Ontogenese mit der Feststellung der führenden Hauptfaktoren, die in den bestimmten Stadien wirken, zum Ziel.

2) Den Stadiencharakter und die Spezifität der Ontogenesen untersuchen wir mit Vergleichsmethoden, in dem wir die verschiedenen Ontogenesen miteinander vergleichen und ihre gemeinsamen Züge und das, was sie voneinander unterscheidet, aufsuchen.

Unter Benutzung der oben genannten Methode untersuchten wir in den letzten Jahren die ontogenetische Entwicklung des Urogenitalsystems, der äusseren Kiemen, der Lunge und des Auges der Wirbeltiere. Ein Teil der Untersuchungen wurde mit unserer gewöhnlichen vergleichend-embryologischen Methode durchgeführt, während der andere Teil unter Anwendung des Experiments erledigt wurde.

Bei der Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung der oben aufgezählten Systeme von Organen, war es unsere erste Aufgabe, die Existenz des Stadiencharakters in der embryonalen Entwicklung und ihre leitenden Faktoren, die bestimmte Stadien der Ontogenese charakterisieren, aufzuklären. Die erste, früheste Etappe liegt vor, wenn das Organ gerade erst entsteht und noch nicht seine definitiven Funktionen erfüllt — und dann die zweite, die dadurch charakterisiert ist, dass noch bei der Weiterentwicklung es schon seine endgültigen Funktionen auszuüben beginnt. In diesen zwei Stadien der Ontogenese sind die Leitfaktoren der Entwicklung nicht gleich: in der zweiten Etappe verläuft die Entwicklung unter dem Einfluss der Funktion des Organs, während in der ersten Etappe endogene, vorfunktionelle Faktoren vorzugsweise chemischer Natur wirken. Unsere Experimente mit den oben aufgezählten Organen haben gezeigt, dass, wenn man die Funktion des untersuchten Organs gleich von Anfang seiner Entwicklung an experimentell unterbindet, dieses Organ sehr unentwickelt bleibt. Beim Vergleiche dieser Entwicklung mit der normalen.

können wir die Ontogenese des betrachteten Organs in genau zwei Etappen aufteilen und absolut genau feststellen, welche Strukturen in der funktionellen Etappe der Ontogenese bei unmittelbarer Funktionswirkung des Organs auftreten und welche in der vorfunktionellen Etappe unter dem Einfluss endogener chemischer Entwicklungsfaktoren in Erscheinung treten.

Beim Vergleichen der Ontogenesen der verschiedenen Tiere untereinander, haben wir festgestellt, dass bei den verschiedenen Formen diese zwei Etappen der Ontogenese von verschiedener Bedeutung sind. Bei einigen ist die Rolle der funktionellen Etappe sehr gross und die der vorfunktionellen Etappe klein, während wiederum bei anderen die Verhältnisse umgekehrt liegen. Die Analyse dieser Erscheinung hat gezeigt, dass bei den primitiveren Formen in ihrer Ontogenese die Rolle der Funktion sehr gross und die der endogenen chemischen Entwicklungsfaktoren klein ist, während bei den höherentwickelten Formen die Rolle der endogenen Faktoren wächst und die morphogene Rolle der Funktion abnimmt.

Sehr interessante Ergebnisse hat die Erforschung der Entwicklungsmechanik der Lunge bei den Amphibien gegeben, bei welchen sich gezeigt hat, dass diejenigen Strukturen, welche bei den niederen Formen unter dem Einfluss der Funktion des Ein- und Ausatmens auftreten bei den höheren Formen unter dem Einfluss des Tyroxins der Schilddrüse noch vor dem ersten Atemzug der Lungen entstehen.

Auf Grund unserer vergleichend-embryologischen Untersuchungen sind wir zu der Schlussfolgerung berechtigt, dass sich in der Phylogenese nicht nur die Form — der Bau der Organismen — veränderte und entwickelte, sondern auch die Ontogenese, d. h. die Art der Verwirklichung.

Bei der Evolution der Ontogenese ging allmählich die morphogene Rolle der Funktion zurück und die der chemischer Faktoren des Organismusinneren stieg an.

Die allgemeine Evolution der Ontogenese geht von der «abhängigen» nach der «unabhängigen» Entwicklung hin und macht allmählich eine immer grösser werdende Emanzipation von äusseren Einwirkungen der Umgebung und eine sich steigernde Automatisierung des embryonalen Prozesses durch.

In unseren weiteren Untersuchungen haben wir zum Ziel, den Mechanismus aufzuklären, auf Grund dessen in der Phylogenese einige der älteren Faktoren der ontogenetischen Entwicklung durch andere neue, junge ersetzt werden. Wir haben uns zur Aufgabe gestellt, aufzuklären, auf welche Weise nichtspezifische, chemische Faktoren der embryonalen Entwicklung beim gegenseitigen Austausch in der Phylogenese im Keime die Bildung spezifischer Merkmale der gegebenen Art hervorrufen.



В. В. ВАСНЕЦОВ

ПУТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ КОСТИСТЫХ РЫБ

Краткий исторический обзор направлений филогенетических исследований, в частности, костистых рыб.

После весьма краткого указания на исследование филогенеза мелких систематических единиц костистых рыб автор излагает работы Института эволюционной морфологии и палеозоологии (Сектора эволюционной морфологии) по филогенезу костистых рыб.

Статья указывает на значение филогенетических исследований для правильного направления промысловых исследований.

Изучение строения животных еще задолго до появления и укрепления в науке эволюционной теории служило для установления родства между различными систематическими группами. Однако родство это понималось не в смысле действительной генетической связи, а как сходство строения. Задача носила чисто систематический характер — установления места в системе.

Особенно большое значение морфологические исследования приобрели, начиная с первой половины прошлого века. К этому времени развивается палеонтология, и в связи с накопленным ею большим материалом Кювье создает самостоятельную науку — сравнительную анатомию. Обе эти морфологические дисциплины — палеонтология и сравнительная анатомия — начинают играть первенствующую роль в установлении соотношений между группами животных.

В настоящей статье мы не будем касаться изучения всего обширного царства животных, а сосредоточим внимание только на классе рыб. Из работ первой половины прошлого века по установлению соотношений между группами рыб мы должны указать опять-таки на работы Кювье, положившего на базе анатомического изучения основу современной систематики рыб (8, 9), затем — на классической работе Иогана Мюллера (J. Müller) (17, 18), который на основе данных анатомии и палеонтологии выделил такие группы рыб, как двоякодышащие, ганоиды и, наконец, отделил круглоротых от рыб, как отдельный класс.

К концу первой половины XIX века начинает развиваться эмбриология животных (3), но в первое время, по крайней мере, в установлении соотношений между отдельными подразделениями рыб эта наука не играла роли.

В начале второй половины прошлого века, благодаря работам Дарвина, в биологической науке прочно утверждается эволюционное учение, и с этого времени взгляд на отношения между группами меняется. Связь между систематическими группами животных понимается теперь как действительное родство между ними. Внимание исследователей направляется на то, чтобы понять и установить истинные родственные отношения.

В этом направлении на первом месте должно поставить работы Геккеля (14). Геккель ставил своей задачей установление путей развития отдельных групп, в том числе и рыб, на основании выдуманного им метода тройного параллелизма: анатомии, палеонтологии и эмбриологии, выражая эти пути развития в виде филогенетических древ. Метод, которым Геккель устанавливал пути исторического развития групп животных, состоял в том, что он, на основании тройного параллелизма, определял сначала общее направление эволюционного изменения отдельных органов, их исходное — и более примитивное и менее примитивное состояния; затем уже на этой базе эволюции отдельных органов, пользуясь знанием строения современных и ископаемых форм, распределял в виде древа группы животных. Но после Геккеля эти два направления — выяснение филогенеза органов и распределения групп животных в системе по их строению, — соединенные у него для одной цели, стали расходиться. С одной стороны, исследование исторических путей развития свелось, в сущности говоря, в основном к той задаче, которая стояла и до утверждения эволюционного учения, т. е. к установлению соотношения между группами животных. Сами филогенетические древа, которыми стали охотно пользоваться, отражали только это соотношение групп. С другой стороны, развивались исследования по выяснению общего направления эволюции отдельных органов и их систем. При этих последних исследованиях пользовались всеми тремя путями и в большей степени сравнительной эмбриологией.

Зато в первом направлении почти за весь последующий период исследования в основном опирались на сравнительную анатомию и палеонтологию, эмбриология же играла чрезвычайно малую роль. Правда, некоторые данные развития отдельных органов играли роль в установлении родственных отношений между группами, но задача установления путей исторического развития, которую ставил перед собой Геккель, по отношению к целым группам животных, не стоя-

ла перед исследователем, и цель оставалась прежняя — определение положения в системе.

Такие же работы велись и по отношению к рыбам. В конце прошлого и начале настоящего столетия продолжались исследования строения рыб в целях выяснения систематического соотношения отдельных их групп. Из таких работ по анатомии рыб на первое место выдвигаются работы Гудрич (Goodrich E. S.) (11), Гюнтер (Günther A.) (13), Буленжер (Boulenger G. A.) (4, 5) и ряда других создателей современной систематики рыб. Палеонтологи также сделали большой вклад в это дело, и исследователи Коп (Cope D.) (6), Вудвард (Woodward S.) (35) и в последнее время Грегори (Gregory W. K.) (12) и Стеншио (Stensiö) (27) перестроили во многом представление о системе рыб как ископаемых, так и современных.

В то же время палеонтологами к этому времени был накоплен большой материал по отношению к высшим позвоночным. Этот материал помог для млекопитающих, а отчасти для рептилий выяснить не только соотношение групп, но и установить ряды до того сходных форм, что становится возможным восстановить и самые пути исторического развития. Здесь можно указать на ряд лошади, ряд носорогов и др.

Для рыб восстановление таких путей еще не удавалось, и работа ограничивается преимущественно вопросом о соотношении групп и притом преимущественно крупных групп, подклассов, отрядов. На путь восстановления конкретной истории групп рыб пытается вступить такой выдающийся палеонтолог, как Стеншио (28), но опять-таки только по отношению к крупным группам. Вообще же надо отметить, что палеонтология сама по себе и не может восстановить конкретных путей именно данной формы, во-первых, потому, что при установлении ряда всегда может возникнуть сомнение в непосредственной генетической преемственности форм, во-вторых, потому, что палеонтология имеет дело только со скелетом. Если некоторые мягкие части и могут быть восстановлены по аналогии, то другие, как кишечник, мочеполовая система и т. д., совершенно выпадают из ее поля зрения, а между тем без знания трансформации этих органов едва ли возможно восстановить и понять историческое развитие групп. Такая возможность установления конкретных путей исторического развития с большей уверенностью возможна тройным методом Геккеля.

Основываясь на этих соображениях, акад. А. Н. Северцов (24) вновь выдвинул задачу исследования этапов исторического развития животных. А именно, основываясь на огромном материале по эволюции отдельных органов животных, полученном преимущественно сравнительно-эмбриологическим методом, акад. Северцов проработал вопрос о конкретном пути исторического развития групп низ-

ших позвоночных, т. е. преимущественно рыб. К этой проблеме он подошел не только с точки зрения морфологической трансформации, но главным образом со стороны экологического обособления отдельных групп, выявляя их качественную специфичность, образующуюся в процессе эволюционного развития. Ему удалось установить основные черты этапов, которые были пройдены позвоночными на первых шагах при их разделении на два основных стебля — круглоротых и челюстноротых.

При этом важно отметить, что он пользовался не только морфологическими данными, но привлек и моменты функциональные. Каждый этап исторического развития этих групп он пытался понять со стороны биологического значения тех качественных изменений, которые наступали на той или иной ступени. Установление конкретных путей и ряда этапов исторического развития, а также понимание экологической стороны этого процесса, позволило А. Н. Северцову подойти к выяснению ряда закономерностей эволюционного развития.

Наиболее важными из них будут — установление явления ароморфоза, как общего прогрессивного изменения группы, дающего широкую возможность расселения и проникновения в различные условия, в противоположность идиоадаптации — приспособления к более узким условиям. Затем точное разграничение прогресса и регресса биологического и морфофизиологического, которые в историческом развитии организмов могут и не совпадать.

Палеонтологи, установив — хоть и не вполне точно — большое количество эволюционных рядов, также могли перейти не только к изучению конкретных путей развития, но и к изучению закономерностей. Попытки подойти с этой стороны к вопросу эволюции и вскрыть ее закономерности были сделаны со стороны таких, указанных выше, палеонтологов, как Коп (7) и Осборн (Osborn G. F.) (19) и др., но только, как мы уже говорили, по отношению к млекопитающим и к рептилиям. В то же время палеонтологи, начиная с исследований Ковалевского (16), выдвинули момент экологический для понимания эволюционного развития. В направлении экологического изучения процессов эволюции в последние десятилетия работала школа Долло-Абель (Dollo L., Abel O.).

Однако палеонтология сама по себе не может разрешить эти вопросы — и действительно, мы видим, что и Долло (10), и Абель (1) пользовались для своих построений данными сравнительной анатомии и экологии современных животных.

Исследования А. Н. Северцова, о которых мы говорили и которые выдвинули вопросы закономерностей эволюции, опирались на установление путей исторического развития только крупных систематических единиц. Работы же палеонтологов, касавшиеся не только

таких крупных групп, как классы, но и более мелких, относились к высшим позвоночным.

Как мы видели выше, установление закономерностей эволюционного процесса возможно только при установлении конкретных путей и этапов изменений групп, но для крупных групп установить эти моменты представляется затруднительным.

Основная трудность заключается в том, что качественное различие между группами очень велико, и ни современные животные, ни ископаемые остатки не дают возможности заполнить все промежутки между известными этапами.

Поэтому, для того чтобы вскрыть закономерности эволюционного процесса, необходимо исследование филогенеза не крупных систематических групп, а более мелких. Это вытекает из следующих соображений.

Во-первых, для установления закономерностей эволюционного развития необходимо знание большого количества конкретных путей исторического развития животных. А этого мы можем достигнуть при исследовании, проведенном не на больших группах, а на более мелких систематических единицах, которые могут быть изучены в большом количестве. Во-вторых, мелкие систематические единицы отличаются друг от друга сравнительно меньшей амплитудой изменений, что дает нам возможность с большей очевидностью и вероятностью установить между ними родство и проследить все те этапы, которые они прошли на своем развитии.

Поэтому изучение исторического развития мелких единиц как раз и должно являться той базой, на которой возможно изучение закономерностей эволюционного развития. Изучение закономерностей позволит нам подойти и к вопросам, связанным с факторами эволюции. Действительно, факторами эволюции являются, с одной стороны, изменчивость, наследственность, которые мы непосредственно можем изучать экспериментальным методом, с другой — естественный подбор, который действует в течение исторического развития и направляет изменения.

Изучение действия естественного отбора возможно только при знании закономерностей, которые проявляются в историческом процессе изменения органических форм.

На основании изложенных соображений Сектор эволюционной морфологии Института эволюционной морфологии и палеозоологии Академии Наук счел необходимым приступить к изучению филогенеза более мелких систематических единиц, чем классы, подклассы и отряды.

Для такого изучения была выбрана группа костистых рыб.

Действительно, отряд костистых рыб является наиболее многочисленной из всех групп позвоночных — он включает около 11 ты-

сяч видов, которые к тому же живут в достаточно различных условиях и обнаруживают большую амплитуду всевозможных приспособлений.

Наконец, костистые рыбы — группа сравнительно молодая и цветущая, так что здесь гораздо скорее можно ожидать сохранения близко стоящих форм, в то время как у более древних групп мы находим только отдельные, далеко отстоящие фрагменты прежде богатого эволюционного древа.

Переходя к филогенезу костистых рыб, мы должны указать, что по этому вопросу работали по существу только систематики и при этом в основном для мелких систематических единиц они опирались на внешние признаки, которыми обычно пользуются для определения систематического положения той или иной мелкой группы. Однако исследование анатомического строения для отдельных мелких систематических единиц костистых рыб проводилось и использовалось для установления соотношения групп между собой. Назовем здесь работы Тет Ригана (Regan T.) (21) по систематике сельдевых, Гора (Hora S. L.) (15) по *Homalopteridae*, Ренделя (Rendahl H.) (22) по выюновым, в которых эти авторы использовали анатомические данные для построения системы изучаемых групп и понимания родственных взаимоотношений внутри них.

Палеонтологического изучения путей исторического развития костистых рыб, кроме описания отдельных находок и установления их систематического положения, до сих пор почти не производилось. Здесь можно указать только работы Арамбург (Arambourg C.) (2) по камбалам и отдельные замечания С. Вудварда (35), в которых авторы устанавливают на основании палеонтологических материалов историю той или иной группы.

Гораздо в меньшей степени были использованы данные сравнительной эмбриологии — одного из наиболее существенных методов восстановления истории животных. Исследования развития отдельных органов отдельных родов и видов костистых рыб имеются и даже в довольно большом количестве, но только эти исследования ставили своей задачей выяснение морфологического значения органов, их частей и общего направления их эволюции, а не вскрытие конкретной истории данной группы, как целого, что требует синтетического подхода.

Приступая к разрешению указанной выше задачи, Сектору эволюционной морфологии пришлось, несмотря на большое число работ по развитию и эволюции отдельных органов, начать не с синтетического исследования, но также с исследования отдельных органов. Однако при этом была поставлена задача вскрыть конкретные пути развития этих органов на данных этапах эволюции группы. Необходимо было, во-первых, установить исходное для костистых рыб строе-

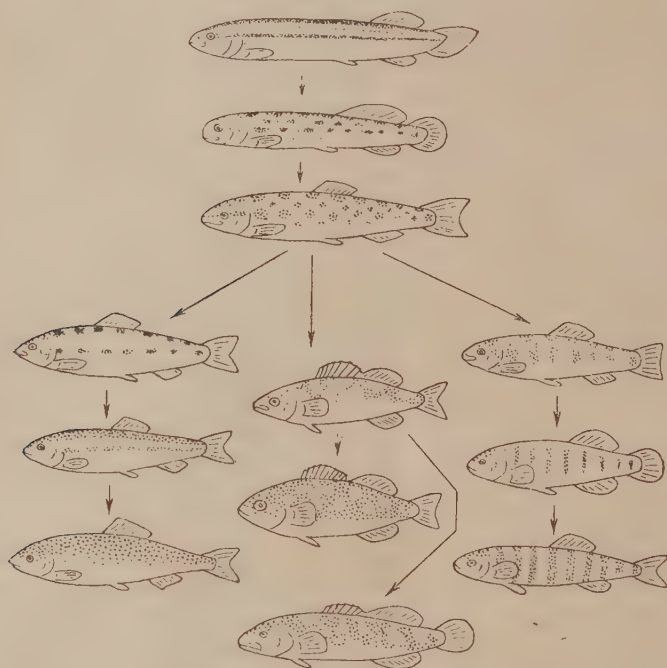
ние их предков, во-вторых, общее направление эволюции того или другого органа, еще не достаточно исследованного, внутри самого отряда. Несмотря на большое, как мы уже сказали, число работ, еще много, может быть даже большее число, вопросов оставалось и остается открытым.

Наиболее, пожалуй, освещенным вопросом является филогенез скелета черепа и парных конечностей.

Работы акад. А. Н. Северцова (25, 26) и В. Васнецова (30, 31, 32) по парным конечностям дали большой материал для представления об исходной для костистых рыб форме и об эволюции этого органа внутри отряда. Окончательно установлено, что основной процесс, приведший к образованию строения парных плавников у костистых рыб, заключался в редукции первичного плечевого пояса для грудного плавника и редукции скелета самого плавника как для грудного, так и особенно для брюшного; при этом выяснено в общих чертах и направление этой редукции. Внутри уже выделившейся группы костистых рыб процесс продолжался в общем в том же направлении. В плечевом поясе в связи с изменением движения и положения грудного плавника исчезла вся лопаточная часть. Однако требовалось еще выяснить ряд вопросов. Поэтому Е. Ф. Еремеевой было обследовано на палеонтологическом материале строение парных плавников поздних *Palaeoniscidae*. Эта группа, положение которой не вполне еще ясно, возможно является тем комплексом, из которого получили начало все другие группы костных рыб, в том числе и костистые. Работы дали интересные результаты. Выяснилось, что брюшные плавники *Palaeoniscidae* имеют, с одной стороны, весьма примитивное строение, с большим числом лучей и богаты расчлененным *metapterygium*, а с другой — все же некоторые их черты, например форма тазового пояса, напоминают строение их у современных костных рыб. Строение грудных плавников оказалось очень близким к таковому у костистых рыб, но все же более примитивным. У *Palaeoniscidae* еще можно установить отличие базального элемента от *radiale*, в то время как у костистых рыб он вполне принял вид обычного *radiale*. Таким образом, устанавливается полный переход между строением грудного плавника у более примитивных костных и у костистых рыб.

Затем было приступлено к исследованиям таких признаков, о которых, к сожалению, палеонтология не может нам дать сведений, именно к исследованию окраски рыб [В. Васнецов (33)]. Здесь нужно было установить и исходную форму, и общее направление развития. Эволюция окраски рыб до сих пор совершенно не была исследована, если не считать отдельных замечаний, сделанных попутно. Базируясь в основном на эмбриологических исследованиях и на сравнительном исследовании окраски взрослых рыб, удалось установить общую

исходную форму для костистых рыб, правда, только для рисунка окраски более глубоких слоев кожи. Таким исходным рисунком является правильная пятнистость, состоящая из рядов пятен, чередующихся между собою (фиг. 1). Все различные формы рисунка, существующие у костистых рыб: поперечно-полосатая, неправильно-пятнистая, светло-пятнистая и т. д., могут быть прослежены до первичной исходной окраски. При этом наиболее распространенный тип — так называемая



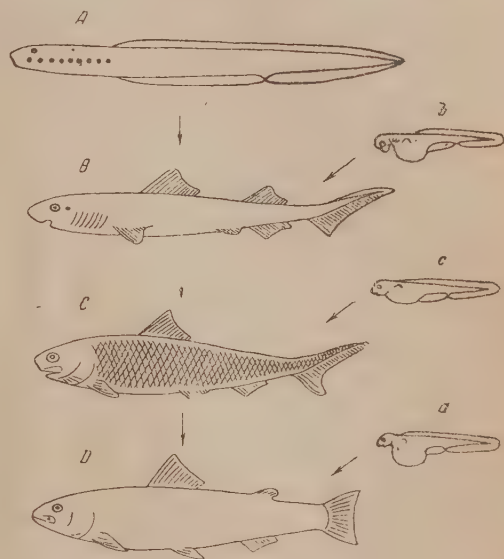
Фиг. 1. Схема путей эволюционного развития рисунка глубокой окраски костистых рыб. Два верхних рисунка — примитивные *Teleostomi*, начиная с третьего рисунка вниз — костистые рыбы. На схеме даны пути развития не по систематическим группам, а отдельных типичных окрасок

нектонная окраска, т. е. темная сверху и светлая снизу, — как показало исследование, образовался путем выпадения конечных стадий.

Таким образом, это исследование дало возможность установить единый исходный рисунок и затем общее направление его изменений. Окраска животных тесно связана с их экологией, поэтому исследование ее эволюции должно бросить свет на трансформацию экологии данной группы и сверх того помочь в дальнейшем более точно установить этапы исторического развития более мелких систематических единиц.

Наконец, была прослежена эволюция загадочного органа костистых рыб — жирового плавника, свойственного некоторым примитивным

костистым (34). Этот жировой плавник находится сзади спинного плавника и не имеет настоящего скелета, он здесь состоит из «роговых лучей», которые имеются в плавниках акул. Вообще было принято считать его за рудимент второго спинного плавника, имевшегося у отдаленных предков всех костных рыб. Но проведенные исследования показали, что жировой плавник возник, как новообразование у исходной первичной формы костистых рыб, из эмбрионального органа — плавниковой складки, которая, возможно, в свою очередь связана генетически с более древним сплошным непарным плавником. Жировой плавник является не рудиментом, а новым образованием, развившимся из эмбрионального органа (фиг. 2). Его развитие в онтогенезе не отличается от развития общего покрова тела. При развитии непарных плавников остаток сплошной эмбриональной складки разделяется на три участка, и из заднего спинного участка развивается жировой плавник. Если такая гипотеза о генезисе жирового плавника правильна, то можно было ждать, что и из других отрезков эмбриональной складки тоже могли



Фиг. 2. Схема генезиса жирового плавника. А — предок рыб — первичночерепанная непрерывная плавниковая складка; В — первичная хрящевая рыба, непрерывная плавниковая складка распалась на отдельные плавники; спинных плавников два; С — первичная костная рыба, спинной плавник один; второй спинной плавник редуцировался; D — примитивная костистая рыба, сзади спинного плавника новообразование — жировой плавник; b, c, d — эмбрионы, с сохраняющейся непрерывной плавниковой складкой

бы развиваться плавники, подобные жировому. И действительно, у одной глубоководной рыбы *Argyropelecus* удалось найти преданальный жировой плавник. У другой глубоководной рыбы *Anomalopterus* описан жировой плавник впереди спинного плавника.

Таким образом, жировой плавник является чрезвычайно интересным новообразованием, развившимся из эмбрионального органа. Возможность такого развития дает еще раз подтверждение взглядов, которые были высказаны автором (32) в отношении развития скелета грудного плавника у костистых

рыб, взглядов, которые дают возможность осветить загадочное явление «предварения признаков», указанное еще покойным А. П. Павловым для эволюции аммонитов (20).

Все эти указанные работы позволяют дать некоторую характеристику исходной формы костистых рыб, правда, еще далеко не полную. Повидимому, это были мелкие пресноводные рыбы, возможно даже ручьевые, с жировым плавником и уже частично редуцированным первичным скелетом парных плавников — ближе всего стоящие из современных рыб к лососям, но несомненно обладающие еще более примитивным строением. Для окончательного установления этой исходной формы, конечно, требуется еще целый ряд дальнейших работ.

Одновременно были поставлены и исследования по выяснению исторического развития более мелких систематических единиц — подсемейств и родов на примере одной из групп костистых рыб.

Для разработки филогенеза мелких систематических единиц было выбрано семейство карповых — *Cyprinidae*. Такой выбор определялся, во-первых, тем, что это семейство очень многочисленно и включает до 200 родов.

Разнообразные виды этих родов обитают в самых различных условиях, в водоемах весьма различных типов, начиная с горных ручьев и кончая обширными солоноватыми водоемами, как Каспийское море, от экватора и до полярного круга. В пределах СССР мы имеем, правда, далеко не все роды, но все же значительное их количество — до 51 рода.

Во-вторых, карповые в СССР по величине уловов занимают первое место среди других семейств костистых. Это обстоятельство также имеет значение и, как мы скажем ниже, даже очень большое. Однако, как впрочем и для большинства семейств костистых рыб, родственные соотношения отдельных родов карповых совершенно не ясны — собственно нет даже и какой-либо более или менее убедительной схемы этих соотношений, кроме подразделения их на группы или подсемейства. Эволюция каких-либо отдельных органов в пределах семейств также не исследовалась, поэтому-то и здесь пришлось начать с исследования исторического развития отдельного органа и притом такого, который бы мог указать и на существенные экологические черты.

Были выбраны глоточные зубы — орган, весьма характерный для карповых. Глоточные зубы помещаются на задней измененной жаберной дужке и отличаются у разных родов по своей форме и по числу рядов. Вот эти два признака — форма зубов и число их рядов — и были взяты объектом исследования. Можно было опасаться, что глоточные зубы не дадут нам возможности найти в эмбриональном развитии какие-либо данные, указывающие на их историю, так как

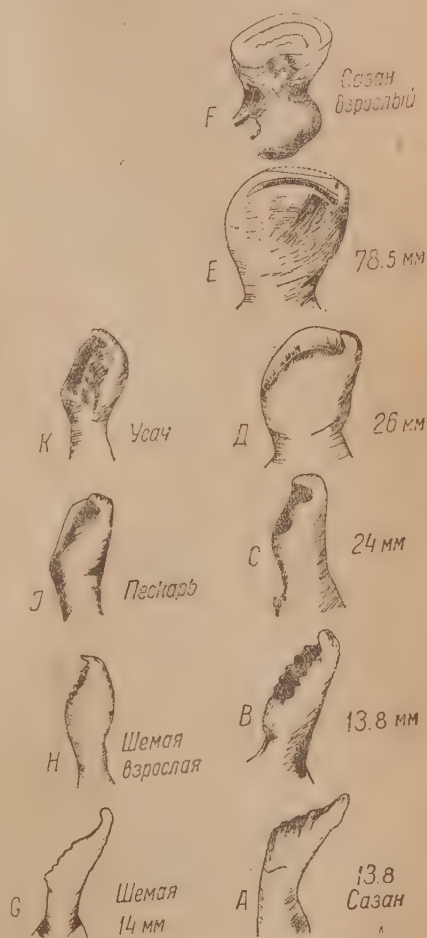
эти органы не развиваются постепенно, в течение всей жизни, а сменяются ежегодно, и в первый год — два раза. Однако было известно, что первая генерация этих зубов, развивающаяся в ранней стадии, не похожа на взрослые зубы, а представляет собой простой конус, форму, обычную для зубов большинства костистых рыб.

Исследования показали, что вторая стадия первого года дает очень яркий пример развития путем надставок или так называемой анаболии.

Наиболее ярко это видно на развитии зуба сазана (фиг. 3). Мы видим, что зуб второй генерации проходит ряд последовательных стадий постепенного изменения. Сначала зуб имеет загнутую коронку с двумя рядами зубчиков на валиках и мало развитым крючком на вершине; затем зубчики исчезают, начинается несимметричное развитие одного валика, и зуб принимает вид зуба взрослого пескаря (рис. 3, С и J); затем этот валик вырастает в виде высокого гребня, а остальная часть коронки постепенно утолщается — и зуб становится похожим на зуб усача (рис. 3, D и K), наконец, получается такое утолщение основания коронки, что зуб принимает вид бокала с бороздкой на жевательной поверхности (фиг. 3, E).

На следующей генерации зуб претерпевает еще ряд изменений и принимает форму зуба взрослой рыбы с несколькими бороздками (фиг. 3, F).

Произведенное исследование позволило восстановить не только родственные отношения исследованных форм, но и проследить этапы их эволюции (фиг. 4). Роды лещ и плотва оказались близко родственными и стоящими в непосредственной близости с первичной группой типа язя, напротив, сазан и карась — наиболее далеко отошли



Фиг. 3. Развитие глоточных зубов карповых

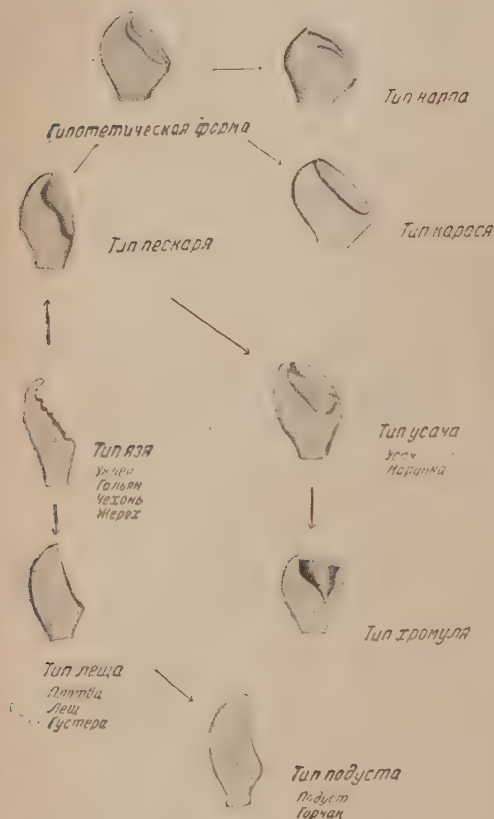
от первичной формы, причем совершенно ясно, что они прошли через этапы пескаря и усача.

От зуба типа язя в одну сторону развились зубы леща и плотвы и затем, возможно, и зубы подуста. В другую сторону шло развитие зубов типа пескаря. Пескарь остановился на этой стадии. От него развились, с одной стороны, усач, с другой — карась и сазан. От зубов усача можно производить зубы хромуля.

Что касается числа рядов, то нам удалось установить у леща и плотвы, имеющих однорядные зубы, на ранней стадии эмбрионального развития второй ряд зубов. Эти исследования относительно числа рядов зубов показывают, что многорядность первичнее, чем однорядность. То же удалось установить на семействе вьюновых, родственных карповым; у них зубы в течение индивидуального развития переходят из двухрядных в однорядные путем смещения. Получается один ряд зубов.

Для данного исследования были выбраны глоточные зубы, потому что они дают возможность подойти к экологии данных форм, что имеет огромное значение в установлении закономерностей и для понимания движущих сил эволюции.

Фиг. 4. Эволюция глоточных зубов сем. карповых (по Васнецову) на основании данных онтогенеза



Как раз выбор этого объекта и диктовался тем, что изучение его помогло бы нам подойти к вопросам питания, вопросам экологическим.

Изменение формы глоточных зубов и их числа несомненно было сопряжено с изменением в характере компонентов питания, но, к сожалению, мы не имеем в настоящий момент достаточных данных, чтобы говорить о различии в питании тех или других родов и видов карповых.

Большое количество работ было проделано в этом направлении особенно немецкими рыбоведами и работниками в области озер-

ного хозяйства, как Шименц (Schimenz) (23), Вальтер (Walter) (29) и др., которые установили характер питания пресноводных рыб.

Однако надо заметить, что эти данные страдают недостаточной точностью. Это происходит, с одной стороны, оттого, что до сих пор к исследованию питания карповых и пресноводных рыб вообще не был применен весовой метод, выдвинутый Датской Копенгагенской станцией и примененный у нас в СССР Государственным океанографическим институтом для рыб Баренцова моря, а теперь перенесенный на южные наши водоемы. Только в самые последние месяцы этим методом было проработано во Всесоюзном институте рыбного хозяйства питание двух видов карповых рыб Каспийского моря. Следовательно, только теперь мы можем ожидать большей точности в установлении питания отдельных форм.

С другой стороны, и это самое важное, исследования в области прикладной экологии рыб не были направлены на то, чтобы выделить существенные отличия того или другого вида в целом, к тому же само по себе вскрытие существенного качественного отличия вида весьма затруднительно при колоссальной изменчивости экологических моментов в многообразии окружающих условий; только зная пути исторического развития тех или иных систематических групп, пути их выделения и отклонения от предков, можно направить исследование их экологии так, чтобы они вскрыли их качественную специфику. В этом и заключается важная сторона исследования исторического развития мелких систематических единиц. А именно эти исследования должны помочь вскрыть существенные черты экологии того или иного вида. Знание же этой экологии необходимо для развертывания и рационализации по отношению к этим видам хозяйственных мероприятий, если эти виды важны для промышленности. Поэтому мы и выбрали для исследования семейство карповых.

Действительно, знание такой качественной специфики нам необходимо даже для целей добычи рыбы, находящейся в естественном неизменном водоеме. Для этого нам необходимо установить места скопления рыб, их миграции и т. д. у каждого вида, другими словами — знать качественные отличия видов.

Исследовать рыб во всех пунктах их обитания, при всех изменениях экологических условий чрезвычайно затруднительно, перенос же данных с одной формы рыбы на другую возможен только тогда, когда мы действительно будем знать, что найденные экологические закономерности применимы в другой форме. Но если перед нами стоит задача предвидеть изменения жизни рыб, могущие возникнуть вследствие реконструкции водоемов и их мелиорации, то тут без знания экологической специфики мы не будем в состоянии предви-

деть, что сделается с рыбой, какие изменения произойдут в ее биологии. Помочь этой работе, направить так исследование, чтобы выявить эту качественную специфику; и должны исследования филогенеза мелких систематических единиц, которые мы поставили в дальнейшем целью наших работ.

Институт эволюционной морфологии
и палеозоологии.
Академия Наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Abel O., Paläobiologie und Stammesgeschichte, Jena, 1929.
2. Arambourg C., Mater. p. l. carte géol. d. Algérie. I. s. Paléont., No. 6, 1927.
3. Baert, Über Entwicklungsgeschichte d. Tiere, 1828.
4. Boulenger G., The Cambridge Nat. Hist., vol. VII, 1904.
5. Boulenger G., Ann. Mag. Nat. Hist., 1901—1902.
6. Cope D., Proc. Amer. Phil. Soc., 30, 1892.
7. Cope D., The Origin of the Fittest, New York, 1887.
8. Cuvier G., Le règne animal, Paris, 1817.
9. Cuvier G. et Valenciennes A., Histoire naturelle des poissons, Paris, 1828.
10. Dollo L., Bull. Soc. Belge Géol. Paléont. Hydr., XXIII, 1902.
11. Goodrich E. S., Lanveter Treatise on Zoology, vol. IX, 1900—1909.
12. Gregory W. K., Trans. Amer. Phil. Soc., XXIII, 1933.
13. Günther A., Handbuch der Ichthyologie, Wien, 1886.
14. Haeckel E., Systematische Phylogenie, 1895.
15. Hora S. L., Mem. Indian Museum, vol. XII, No. 2, 1932.
16. Kowalewsky W., Paleontographica, XXII, 1874.
17. Müller J., Abh. Akad. Wiss., Berlin, 1843.
18. Müller J., *ibid.*, 1844.
19. Osborn G. F., Americ. Nat., 1902.
20. Pavlov A. P., Mém. Soc. Nat. Moscou, N. S. XVI, E. 3, 1901.
21. Regan T., Ann. Mag. Nat. Hist., 18, 1916.
22. Rendahl H., Ark. f. Zool., Bd. 25, 1933.
23. Schimenz P., Deutsch. Fischerei Zeit., 1905.
24. Sewertzoff A. N., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena, 1931.
25. Sewertzoff A. N., Jen. Zeitsch., 62, 1926.
26. Северцов А. Н., Русск. Арх. Анат. Гист. Эмбр., т. 1, 1, 3, 1916—1917.
27. Stensiö, Triassic. Fishes of Spitzbergen, 1921—1925.
28. Holmgren u. Stensiö, Handb. vergl. Anat. Bolk-Lubosch, IV, 1936.
29. Walter E., Unsere Süßwasserfische, Leipzig, 1913.
30. Васнецов В. В., Р. Зоол. журн., VII, 3, 1927.
31. Васнецов В. В., *ibid.*, VIII, 1, 1928.
32. Wasnezow W., Anat. Anz., 66, 1928.
33. Васнецов В. В., Труд. Лаб. Эвол. Морф., II, I, 1934.
34. Васнецов В. В., *ibid.*, II, 3, 1935.
35. Woodward S., Catalogue of the Fossil Fishes in the Brit. Museum Nat. Hist., 1889—1901.

**W. W. WASNEZOW. WEGE DER PHYLOGENETISCHEN UNTERSUCHUNGEN
VON KNOCHENFISCHEN
ZUSAMMENFASSUNG**

Nachdem Darwins Arbeiten die Evolutionslehre in der Biologie bestätigt hatten, stellte Haeckel die Aufgabe, die Rekonstruktion der historisch zurückgelegten Wege der Entwicklung der Tiergruppen nach der Methode des dreifachen Parallelismus durchzuführen.

Jedoch bestand nach Haeckel bis zum heutigen Tag die Aufgabe der phylogenetischen Untersuchungen in der Festlegung der Stellung der betrachteten Tiergruppe im System, wobei man sich in der Hauptsache auf die vergleichende Anatomie, zum Teil auf die Paläontologie und in ganz verschwindendem Masse auf die vergleichende Embryologie stützte. Zahlreiche vergleichend-embryologische Untersuchungen stellten sich jedoch zur Aufgabe die Aufklärung der allgemeinen Richtung der Evolution nur von einzelnen Organen.

Die paläontologischen Untersuchungen über die Säugetiere und Reptilien brachten mit sich die Aufgabe zur Rekonstruktion der konkreten Geschichte der Tiergruppen, und die in dieser Richtung erzielten Fortschritte gestatteten die Frage über die Gesetzmässigkeit der Evolution aufzustellen. Aber die Paläontologie allein ist nicht imstande, diese beiden Aufgaben zu lösen: die Rekonstruktion der Phylogenese und die Aufklärung der Gesetzmässigkeiten der Evolution.

Der Akademiker A. N. Sewertzoff stellte in der UdSSR von neuem das Problem der Rekonstruktion der konkreten Wege der historischen Entwicklung, was er auch bezüglich der grossen Unterabteilungen der niederen Wirbeltiere getan hat. Indem er sich auf die ökologischen Momente der aufgeklärten Evolution stützte, war es ihm möglich gewisse Hauptgesetze dieser Evolution zu begründen.

Jedoch bietet die Untersuchung der Phylogenese der grossen Gruppen als Klassen, Unterklassen und sogar Ordnern viele Schwierigkeiten, da wir es hier mit sehr grossen Unterschieden zu tun haben und wir nicht genügend Material besitzen, um diese Lücken auszufüllen und alle Etappen der evolutionären Entwicklung zu verfolgen. Hieraus folgt auch, dass die Gesetze des Evolutionsprozesses, die bei der Erforschung nur der grossen Gruppen aufgefunden wurden, ständig in hohem Grade Zweifel erwecken können.

Daher glauben wir, dass für die Aufklärung der Evolutionsgesetze die kleineren systematischen Einheiten ein weitaus günstigeres Material darstellen. Erstens sind bei ihnen die Unterschiede untereinander viel kleiner, weshalb auch die Evolutionswege mit grösserer Wahrscheinlichkeit rekonstruiert werden können, und zweitens können wir auf diesem Wege ein grösseres Material an Phylogenese haben.

Die Rekonstruktion der konkreten Geschichte der kleinen systematischen Einheiten der an Zahl stärksten und mannigfaltigsten Gruppe

der Wirbeltiere, wie die Knochenfische, muss es uns ermöglichen, die Frage über die Gesetzmässigkeiten des Evolutionsprozesses noch besser fundiert zu stellen.

Bis zum heutigen Tag ist hinsichtlich der kleineren systematischen Unterabteilungen der Knochenfische, beginnend sogar bei den Familien, noch keineswegs die Arbeit zur Rekonstruktion der konkreten Evolutionswege geleistet worden. Die vergleichend-anatomischen Daten wurden zu rein systematischen Zwecken verwendet, während die paläontologischen und embryologischen Daten überhaupt fast gar nicht benutzt wurden.

Diese Arbeit hat zu beginnen mit der Aufklärung der Form und des Baus der einzelnen Organe bei der ganzen Gruppe der Knochenfische. Die Arbeiten bezüglich der Evolution der Färbung der Knochenfische und hinsichtlich der Fettflosse, die im Institut für Evolutionsmorphologie und Paläozoologie geleistet wurden, deuten auf die Einheit der Ausgangsformen und auf die Wege der Richtung der allgemeinen Evolution der untersuchten Merkmale hin.

Die Untersuchung der Evolution der Schlundzähne bei den *Cyprinidae* zeigt, dass die Merkmale der kleineren systematischen Einheiten als Unterfamilien und Arten ausserordentlich klare Beispiele für die Anabolie (Entwicklungsweise durch Ansätze) geben, die die Rekonstruktion der Entwicklungsbahnen einzelner kleiner Gruppen ermöglichen. Die Untersuchung der Entwicklung der Schlundzähne gestattet, die Wege der Auseinanderentwicklung der Arten an Hand des Organs, das eng mit ihrer Ökologie verbunden ist, aufzudecken. Aber unser Wissen bezüglich der Ökologie der einzelnen Formen steht noch sehr zurück und kann nicht genügend Material für das Verständnis der ökologischen Hauptmomente liefern, die den Evolutionsverlauf der Karpfenfische — der wichtigsten Nützfischfamilie für die UdSSR — bestimmen.

Eine der wichtigsten Aufgaben für die Rekonstruktion des konkreten Geschichtsverlaufs der kleinen systematischen Einheiten ist die Aufklärung ihrer spezifischen qualitativen Unterschiede, hauptsächlich der ökologischen. Die Ausführung dieser Aufgabe wird den wirtschaftlich gerichteten Untersuchungen hauptsächlich über die Fische und ebenso über die übrigen in der Industrie verwendeten Tiere die Möglichkeit geben, die Hauptmomente der Ökologie der Arten aufzudecken, was ohne die Kenntnis ihrer Entstehung und qualitativen Aussonderung nicht möglich ist. Die beobachtete äusserst starke Veränderlichkeit der Ökologie unter den wechselnden Bedingungen des äusseren Milieus ermöglicht es nicht, die Spezifität der Art zu verstehen.

Д. М. ФЕДОТОВ

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ
В ПРИМЕНЕНИИ К БЕСПОЗВОНОЧНЫМ**

На ряде примеров доказывается применимость морфологических закономерностей эволюции, установленных акад. А. Н. Северцовым и его школой на позвоночных, к беспозвоночным.

Значение теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова, по типу анаболии или надставки конечных стадий, демонстрируется на развитии офиур и морских лилий.

Показано значение субституции вторичной полости тела офиур третичной полостью, значение расширения функции бурс у одних живородящих офиур и физиологической субституции бурс вторичной полостью у других живородящих офиур. Дается пример ресубституции или восстановления вторичной полости тела у некоторых офиур. Далее устанавливается тип редукции крыльев самки у бабочки зимней пяденицы, занимающей промежуточное положение между типом рудиментации и типом афанизии, установленным Северцовым для позвоночных.

Для дальнейшей успешной разработки проблем эволюционной морфологии автор считает необходимым комплексирование методов: сравнительно-морфологического (на современных и ископаемых формах), метода экспериментальной морфологии, генетики, в частности фенотипики, и методов физиологических, в частности биохимических и серологических исследований и преципитиновых реакций.

Б. С. Матвеев в своем докладе не упомянул о работах отделения морфологии беспозвоночных. Это объясняется отчасти тем, что это отделение в системе Института эволюционной морфологии и палеозоологии существует лишь год, а также, по всей вероятности, и тем, что основные морфологические закономерности эволюционного процесса, которые установлены акад. А. Н. Северцовым и его школой, разрабатывались, как известно, исключительно на позвоночных животных. Акад. Северцов при установлении морфологических закономерностей эволюции исходил из того основного положения, что эволюционный процесс есть процесс приспособительный и что изменения признаков и органов животных являются приспособлениями, которые вызываются главным образом внешними условиями. Процесс эволюции идет на основе тех принципов, которые были установлены Дарвином, и никаких элементов идеалистических, ни-

каких имманентных начал в положениях Северцова мы не найдем. Эволюция есть исторический, материалистический процесс; поэтому совершенно понятно, что существует неразрывная связь между онтогенезом и филогенезом. Эти теоретические основы морфологических закономерностей эволюции позвоночных, установленных Северцовым и его школой, заставляют думать, что выводы, сделанные на позвоночных, будут применимы и для беспозвоночных.

Разработка морфологических закономерностей эволюционного процесса именно на позвоночных имеет свои объяснения и преимущества. Сравнительная анатомия и эмбриология позвоночных существовали уже в XIX столетии, между тем как сравнительная анатомия и эмбриология беспозвоночных и в настоящее время еще недостаточно разработаны. Понятно, что целый ряд основных вопросов морфологии, который давно разрешен для позвоночных, близко родственных и объединяемых в один подтип животных, остается открытым по отношению к беспозвоночным. Уже одно то, что против примерно 40 000 видов позвоночных (беря цифры Меткальфа) приходится более 800 000 видов беспозвоночных, указывает, какое огромное, а вследствие того и разнообразное, количество форм существует у беспозвоночных сравнительно с позвоночными. Вопросы родства и происхождения различных групп современных и ископаемых позвоночных разрабатываются не только при помощи сравнительной анатомии и эмбриологии, а отчасти и экологии, — зоологами и палеонтологами, но и физиологами при помощи биохимических методов, преципитиновых реакций и серологических исследований. Таким образом, физиологи проверяют и вносят поправки к представлениям о родственных отношениях и эволюции позвоночных животных, которые делаются морфологами. Правда, до недавнего времени значение преципитиновых реакций для установления родства между животными вызывало не мало возражений, в особенности со стороны немецких исследователей. Однако в последнее время, в особенности после работ Бойдена и Вольфе, которые внесли существенные улучшения в методику преципитиновых исследований, точность этого метода возросла, а количество ошибок сильно сократилось. Это позволило получить более точные данные о родстве многих групп позвоночных животных. Можно упомянуть также недавнюю работу Джекобса, который на основании скорости гемолиза крови в секунду и зависимости между гемолизом ее и разными солями у разных групп позвоночных охарактеризовал селяхий, костистых рыб, амфибий и ряд других позвоночных. Он дал некоторые новые критерии для проверки правильности группировок позвоночных, которые сделаны морфологами. Однако и этот серологический метод требует улучшения, так как в работе Джекобса местами приводятся скорости гемолиза крови, очень близкие у далеко стоящих в системе друг от друга

форм, и, наоборот, устанавливаются очень различные скорости гемолиза у близко родственных форм.

Во всех этих отношениях положение дела с беспозвоночными значительно отличается от позвоночных; прежде всего по беспозвоночным сделано мало. Благодаря тому, что огромное большинство беспозвоночных является значительно примитивнее позвоночных, а организация стадий развития и взрослых беспозвоночных более пластична, изучение беспозвоночных, с одной стороны, представляет в целом ряде отношений преимущества сравнительно с изучением позвоночных. С другой стороны, мы встречаем здесь ряд трудностей уже по одному тому, что мы до сих пор не имеем сравнительной анатомии и эмбриологии беспозвоночных, поставленных на ту высоту, на которой находятся эти дисциплины в области позвоночных. Имея установленные морфологические закономерности эволюции позвоночных, мы сталкиваемся с неразработанностью этих закономерностей для беспозвоночных. Более того, в настоящее время для целого ряда типов беспозвоночных нет общепринятого взгляда на их основные филогенетические отношения на пути их развития. Для того чтобы показать, насколько велики расхождения во взглядах на филогенетические соотношения между типами и классами беспозвоночных, достаточно привести части двух систем животных, которые среди зоологов пользуются распространением. Так, в системе, которая развита проф. Ливановым на основе положений Ланга и Э. Мейера иглокожие, щетинкочелюстные, мшанки и плеченогие расположены поблизости от кольчатых червей и членистоногих, тогда как хордовые и кишечнोजаберные находятся на другой стороне системы. Проф. Ливанов уделяет большое внимание ведущим признакам строения и сравнительно мало касается данных эмбриологии и еще менее физиологии. Вследствие этого вся система оказывается недостаточно естественной, дает менее правильные представления о филогенетических отношениях животных.

Иная филогенетическая группировка типов, основанная на совокупности данных строения и развития, дана в системе, разработанной мною на основе взглядов Гатчека, Гроббена и Гейдера. От ктенофороподобных предков отходят две большие филогенетические ветви первичноротых, куда относятся типы червей, моллюсков, членистоногих, и вторичноротых, к которым принадлежат иглокожие, щетинкочелюстные, кишечнोजаберные и хордовые. Образование рта взрослого животного из первичного рта или бластопора, часто спиральный тип дробления яиц, телобластическая закладка мезодермы, вторичной полости тела и других органов, нередко мозаичность и детерминативность развития; участие эктодермы в развитии передней и задней кишки, ганглиозный тип нервной системы, нередко редукция вторичной полости тела и кровеносной системы; наличие

наружного скелета в виде кутикулы, хитина и раковин, обычно хорошее развитие нефридиев, — таков ряд черт развития и строения типов, которые относятся к первичноротым.

Независимое образование рта взрослого животного от первичного рта или blastopora, полное отсутствие спирального типа дробления яиц, эпителиальный характер построения зародышевых листков и органов, преобладание инвагинационного способа образования гастротрусы, энтеротелное образование целома в виде карманов, выпячиваемых от стенки первичного кишечника; регулятивность ранних стадий развития, обычно образование кишечника за счет энтодермы, неганглиозный тип нервной системы, представленной тяжами или трубкой, и часто закладка нервной системы в онтогенезе путем опускания эктодермальной пластинки; хорошее состояние вторичной полости тела и кровеносной системы, отсутствие наружного скелета и часто наличие внутреннего скелета мезодермального происхождения; нередко подавление нефридиальной системы и ряд других черт строения и развития характеризуют группу типов, которые принадлежат к вторичноротым.

Что касается мшанок и брахиопод, то они вместе с форонисами обладают признаками, общими отчасти первичноротым, отчасти вторичноротым и стоят, таким образом, на границе между этими двумя главными филогенетическими группами.

Сравнительно недавние исследования по биохимии мышц, сначала Эгглетонов, затем Нидхэма, Болдуина и др., а также наших советских физиологов — проф. Е. М. Крепса, Н. А. Вержбинской и В. Н. Борсук, показали, что вторая система животных находит поддержку и со стороны физиологии. Креатинофосфорная кислота, найденная сначала лишь у позвоночных, открыта теперь у иглокожих и кишечножаберных, а по неопубликованным пока исследованиям Вержбинской она имеется и у щетинкочелюстных. Правда, у некоторых низших типов вторичноротых имеется, наряду с креатинофосфорной кислотой, и аргининофосфорная, но зато у всех типов первичноротых встречается лишь аргининофосфорная кислота, не исключая и таких высокоорганизованных групп, как насекомые.

Таким образом, видно, что в обеих системах даются совершенно различные филогенетические отношения между целым рядом главнейших типов и групп беспозвоночных. Однако вторая система, построенная на большем числе данных разных отраслей биологии, скорее выражает истинные филогенетические отношения между типами, чем первая. Все это вместе с тем указывает на необходимость дальнейшего изучения филогении животных и применения новых методов в помощь морфологическим методам.

Если беспозвоночные вследствие огромного количества форм, разнообразия их и сравнительно слабой изученности представляют ряд

затруднений для установления морфологических закономерностей эволюционного процесса, то вместе с тем они дают и ряд преимуществ сравнительно с позвоночными животными. Именно это разнообразие и огромное количество форм, большая примитивность и пластичность строения взрослых и стадий развития, геологическая древность, разнообразие экологии беспозвоночных открывают огромные горизонты при изучении беспозвоночных сравнительно с позвоночными. К ним легче применять методы экспериментальной зоологии, методы механики развития, а эти методы часто дают ответы на вопросы морфологии, выясняют те отклонения от нормального хода онтогенетического развития, которые наблюдаются в ряде случаев, что в итоге нередко позволяет понять родственные отношения между теми или другими группами беспозвоночных.

Для пояснения я приведу несколько примеров. Так, опыты с регенерацией тела многощетинковых кольчатых червей, поставленные проф. Ивановым, показали, что при удалении переднего отдела червя регенерируют не все удаленные сегменты, а лишь некоторое меньшее количество сегментов, которые Иванов назвал ларвальными или трохофоральными. Эти сегменты отличаются рядом морфологических признаков от прочих сегментов тела кольчатого червя; согласно данным проф. Иванова они и в нормальном онтогенезе развиваются иначе, чем остальные сегменты тела, лежащие позади них и названные тем же автором постларвальными, метатрохофоральными (или туловищными). Таким образом, методами экспериментальной морфологии удалось установить, что членистое тело кольчатого червя состоит из небольшого, определенного, постоянного для тех или иных форм числа передних или ларвальных сегментов и неопределенного большого числа туловищных или постларвальных сегментов, существенно отличных от первых. Распространяя эти данные на другие классы и типы беспозвоночных, удалось внести понимание в родственные, филогенетические отношения между разными классами членистоногих к кольчатым червям и друг к другу, удалось выяснить принципиальные различия в способах онтогенетического развития туловища членистых форм и нечленистых форм, как моллюски.

Тем же методом экспериментальной морфологии Давыдовым были получены несомненные доказательства парного строения переднего целома хобота кишечножаберных, нормально не сохраняющего черт парного происхождения. Эти данные позволили глубже проводить гомологию между передними целомами иглокожих, кишечножаберных и хордовых (Федотов).

Недавние экспериментальные исследования Рунштрема внесли ясность в онтогенетическое развитие бесстебельчатых морских лилий, которое сильно отличается от развития большинства иглокожих.

Экспериментом ему удалось активировать факторы морфогенеза, которые у морских лилий оказываются при нормальном онтогенезе подавленными. Известно, что типичным для иглокожих является развитие во время онтогенеза трех пар целомических мешков — передней, средней и задней пары. У морских лилий, после замыкания бластофора и превращения первичного кишечника в замкнутый мешок, последний перетягивается на два, из которых верхний мешочек асимметрично делится на будущий кишечник, на передний и средний целомические мешки, а нижний — симметрично делится на два задних целомических мешка, т. е. у них нет типичных трех пар целомических мешков. Рунштрему удалось путем удаления передней части личинки морской лилии, где, по его мнению, выделяются гормоны, подавляющие нормальное развитие трех сегментов целома, вызвать у морских лилий развитие всех трех пар целомических мешков. Таким образом, стало ясным, что онтогенетическое развитие морских лилий является вторично измененным сравнительно с таковым остальных современных классов иглокожих, а это позволило глубже проникнуть в филогенетические отношения между классами иглокожих.

Эти немногие примеры показывают, насколько плодотворными являются методы экспериментальной зоологии для вопросов эволюционной морфологии беспозвоночных.

Теоретические построения А. Н. Северцова и его школы, как было сказано выше, основаны на чисто материалистическом понимании эволюции, в них нет никакого дуализма, нет имманентных начал. Поэтому надо ожидать, что закономерности, установленные им для позвоночных, должны найти себе в основном применение и для беспозвоночных. В своем докладе я хочу кратко остановиться на некоторых вопросах эволюционной морфологии беспозвоночных для демонстрации ряда морфологических закономерностей в духе А. Н. Северцова. Материалом для этого мне послужит ряд моих прежних работ, отчасти работы других сотрудников отделения морфологии беспозвоночных, а также работы, которые сейчас ведутся в отделении.

Частично я использую данные, взятые из литературы.

Одним из путей биологического прогресса, установленных А. Н. Северцовым, являются идиоадаптации, представляющие собой такие приспособительные изменения органов, которые связаны с известными условиями существования, не ведут к расцвету данной группы и не повышают энергии жизнедеятельности этих органов. К ним относятся также и специализации, т. е. приспособительные изменения, приуроченные к постоянным условиям существования. Этот тип приспособительных изменений, широко распространенный среди позвоночных, мы встречаем и в эволюции беспозвоночных. В качестве примера можно привести своеобразную группу парази-

ческих червей *Myzostomidae*, относительно которой долгое время не знали ни ее положения в системе, ни ее отношения к другим группам. В настоящее время мы знаем, что это кольчатые черви, тело которых состоит из одних ларвальных сегментов, близко родственные к многощетинковым кольчатым червям, но с чрезвычайно сильно измененной и своеобразной организацией (работы Федотова и других авторов). Понять организацию мизостомид можно, если учесть условия существования этих форм и тот огромный промежуток времени, в течение которого они развивались в этих условиях.

Как известно, большинство мизостомид является комменсалистами, реже экто- и энтопаразитами морских лилий, иногда других иглокожих. Обычно это мелкие, меньше одного миллиметра, плоские, круглой или овальной формы черви, вся организация которых приобрела черты радиального строения вследствие малоподвижного образа жизни. Они живут на диске или на руках морских лилий, на очень небольшом пространстве и довольствуются ловлей небольшого количества мелких планктонных организмов, которые с токами воды попадают на поверхность морских лилий. Они строго приспособлены к жизни на теле морских лилий и, будучи сброшены с них, сравнительно быстро погибают. Малоподвижный образ жизни вызвал появление черт радиальной симметрии, выражающихся в круглой форме тела, в радиальном расположении пяти пар ножек и четырех пар боковых органов, в радиальном расположении боковых нервов брюшной нервной системы и мышц брюшной мышечной массы. Строгая зависимость существования этих червей от пребывания на теле хозяина явилась толчком к появлению в их организации ряда приспособительных особенностей. Тело сделалось плоским, боковые органы мизостомид, гомологичные боковым органам многощетинковых червей, у которых они являются органами чувств, здесь функционируют главным образом как присоски, с помощью которых мизостомиды плотно прикрепляются к телу морской лилии. Конечности мизостомид, филогенетически производные пароподий многощетинковых червей, приобретают характер мускулистых, порой внешне кольчатых, подвижных ножек, с помощью которых червь ходит по телу хозяина. Щетинки ножек приобретают характер крючьев, благодаря которым мизостомиды могут прочно закрепляться на мягком теле морской лилии. Плоская форма тела, боковые органы или присоски, крючья ножек и своеобразные изменения мускулатуры тела, вместе взятые, обеспечивают мизостомидам возможность прочно прикрепляться к телу хозяина. Кровеносная система и жабры, характерные черты строения кольчатых червей, здесь отсутствуют, это компенсируется сильным разветвлением кишечника, который субституирует функции кровеносной и, вероятно, дыхательной систем. Ветви кишечника, пронизывая все тело мизостомид, очевидно выполняют роль кровеносной и дыха-

тельной систем. Как приспособление к малоподвижному, почти сидячему образу жизни, надо рассматривать у мизостомид появление гермафродитизма, сильное развитие половых желез и выводящих половых протоков с копулятивными органами, что обеспечивает сохранение вида. Признаками регрессивного характера у мизостомид можно рассматривать отсутствие головы и головного мозга, кровеносной и дыхательной систем, а также малые размеры тела. Благодаря тому, что целый ряд мизостомид живет в скелете рук морских лилий и вызывает в них очень характерные повреждения и уродливости, известно, что мизостомиды приурочены к жизни на морских лилиях в течение более 300 млн. лет, так как характерные для мизостомид повреждения скелета найдены у ископаемых морских лилий не только в каменноугольном периоде, но даже в девоне и видимо в силуре. Такой длительный исторический путь развития мизостомид в определенных условиях объясняет своеобразие строения этой группы. Они дают нам пример эволюции путем идиоадаптаций и специализаций и перехода к морфофизиологическому регрессу или деградации в смысле А. Н. Северцова.

Как известно, по теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова, основой филогенетических изменений органов являются наследственные изменения, которые происходят во время эмбрионального развития. Эти филэмбриогенезы, устанавливающие неразрывную связь между онтогенезом и филогенезом, проходят разными путями, число которых в настоящее время школой А. Н. Северцова установлено 8. Одним из наиболее демонстративных и характерных путей филэмбриогенеза является развитие путем надставки конечной стадии развития или анаболии, когда в конце онтогенетического развития добавляется новая, конечная стадия морфогенеза, ведущая к филогенетическим изменениям. При анаболии в онтогенетическом развитии потомков до надставки конечной стадии повторяются признаки предков.

Иглокожие дают ряд примеров, демонстрирующих этот способ филэмбриогенезов. Так, среди современных офиур мы знаем типичных более древних офиур с пятью простыми руками и диском, обычно покрытыми пластинками, и офиур *Euryalae*, появившихся позже типичных офиур, крупных, с сильно разветвленными руками, покрытыми, как и диск, мягкой кожей, и с более сложной организацией. Изучение развития многоветвистых офиур (Федотов) показывает, что оно идет по способу анаболии. Как известно, метаморфоз типичных офиур заканчивается образованием маленькой офиурки с круглым диском и пятью простыми руками, которая в дальнейшем с течением времени лишь увеличивается в размерах. Развитие многоветвистых офиур, например *Gorgonocephalus*, после метаморфоза приводит сначала к образованию маленькой офиурки с круглым диском и пятью простыми руками, причем диск и руки, как и у

типичных офиур, покрыты пластинками. Однако в онтогенетическом развитии многоветвистой офиуры это — лишь «стадия офиуры», так как за ней следует новая стадия развития, когда руки на концах начинают дихотомически ветвиться, а наружный скелет рук и диска скрывается под мягкой кожей. Эта стадия развития, известная под названием «стадии трихастера», напоминает по ряду признаков таких представителей *Euryalae*, как например род *Trichaster*, у которых во взрослом состоянии имеются длинные руки, разветвленные лишь на концах. После стадии трихастера, благодаря увеличению размеров диска и непрерывающемуся ветвлению рук и роста всего организма, получается взрослый *Gorgonosephalus*, с сильно разветвленными руками, ветвления которых начинаются от самого диска.

Хороший пример анаболии дает нам также развитие морских лилий. Общеизвестно (работы ряда авторов, в том числе и Федотова), что современные бесстебельчатые морские лилии, например *Antedon*, во время онтогенетического развития проходят прикрепленную стебельчатую стадию, с овальным телом без рук, имеющим сначала пять оральных и пять базальных пластинок (ее называли стадией цистондеи), затем стебельчатую стадию с пятью удлиненными руками (стадия пентакринуса), после которой с потерей стебелька образуется взрослая, бесстебельчатая, свободная морская лилия. Как известно, огромное большинство ископаемых и часть современных морских лилий являются стебельчатыми формами; бесстебельчатые морские лилии известны лишь с мезозоя. Среди палеозойских морских лилий из каменноугольного и пермского периодов известны формы, которые по целому ряду признаков сходны с первой стебельчатой стадией развития антедона, например *Hemistreptacron*, *Embryocrinus* и др. (Кониик, Ваннер, Яковлев). Это мелкие формы с овальным телом, покрытым пятью оральными и пятью базальными пластинками, без рук, сидящие на небольшом стебельке. Будут ли это взрослые формы или, как думают некоторые палеонтологи, формы, остановившиеся на ранней стадии развития, отмеченное выше сходство от этого не уменьшается. Огромное большинство ископаемых морских лилий обладает хорошо развитыми руками, и они, как например и современная стебельчатая форма *Ilyerinus*, обнаруживает ряд признаков, общих со второй стебельчатой, пентакринусовой, стадией развития антедона. Таким образом, теория филэмбриогенезов путем надставок конечных стадий развития, или анаболии, прекрасно подтверждается разобраным примером.

Значительное место среди морфологических закономерностей эволюционного процесса, установленных А. Н. Северцовым, занимают дорновский принцип смены функции и клейненберговский — субституции органов, которые были дополнены Плате и Федотовым и чрезвычайно расширены самим А. Н. Северцовым. Он также показал,

какое важное значение в эволюции ряда позвоночных имеют эти типы филогенетических изменений органов. Не меньшее значение они имеют и в эволюции беспозвоночных.

Так, смена функции амбулакральной системы сыграла огромную роль в эволюции всего типа иглокожих. Большинство ископаемых палеозойских иглокожих были прикрепленными формами, у которых амбулакральная система с ее придатками служила главным образом для дыхания. Вместе с открытыми желобками на оральной стороне тела придатки амбулакральной системы играли также роль в продвижении мелкой добычи к пассивному рту. Среди преобладающей массы палеозойских прикрепленных форм иглокожих начинают появляться свободные формы — морские ежи, звезды и др., у которых амбулакральная система используется не столько для дыхания, сколько для движения. Эта смена функций амбулакральной системы была чрезвычайно важной в эволюции иглокожих. Почти все палеозойские прикрепленные иглокожие вымерли, так как они не могли менять местообитания при ухудшении окружающих условий; из форм, у которых первоначальная функция амбулакральной системы не изменилась, сохранились лишь морские лилии; у последних органами движения стали руки и усики или цирри. Зато все остальные, современные классы иглокожих, которые стали свободными и которые благодаря смене функции амбулакральной системы с дыхательной на двигательную, сделались подвижными, получили возможность широко распространиться по дну океанов и морей. Появившись в палеозое, они постепенно начинают эволюционировать, вытесняют прикрепленных иглокожих и достигают мощного расцвета в настоящее время. Со сменой функции амбулакральной системы неразрывно связаны крупные прогрессивные изменения как в строении самой системы, так и во всей организации этих иглокожих.

Прекрасный пример смены функций, имеющий однако более ограниченное значение в эволюции группы, мы имеем среди насекомых; я имею в виду смену функций брюшных конечностей насекомых по работам разных авторов, главным образом Махотина. Вся история развития членистоногих, в частности насекомых, говорит за то, что у примитивных форм были членистыежки на всех сегментах брюшка. В связи с изменением образа жизни и развития выводящих протоков половых органов на конце брюшка происходит редукция части сегментов и смена функции их конечностей. Конечности восьмого и девятого брюшных сегментов, сменив функцию, стали половыми придатками, а у жалильных перепончатокрылых они принимают еще и функцию органов нападения и защиты, образуя жало. В связи с этим строение конечностей этих сегментов настолько изменилось, что лишь путем детального анализа строения и развития можно вывести гомологию половых придатков и жала насекомых.

с настоящими конечностями тела. Различие в строении половых придатков и типичных ножек настолько велико, что гомологии их признается не всеми зоологами.

Целый ряд филогенетических изменений органов по типу субституции органов Клейненберга и по типу расширения функции Плате наблюдается у иглокожих. У них был мною установлен еще тип физиологической субституции и введено понятие о ресубституции. Так, у типичных офиур мы имеем вторичную полость тела, вмещающую кишечник и десять бурсальных мешков, на стенках которых находятся половые железы. У крупных, высокоорганизованных многоветвистых офиур *Euryalae*, вероятно, в связи с большими размерами диска, утолщением его стенок и, может быть, в связи с колоссальным увеличением количества половых желез первоначально замкнутые, не зависящие друг от друга, бурсальные мешки увеличиваются и сливаются друг с другом. Вытесняя вторичную полость тела, которая редуцируется до степени узких щелей между органами, бурсальные мешки образуют третичную полость тела эктодермального происхождения. Внутренние органы многоветвистых офиур находятся в этой третичной полости тела. Мы имеем настоящий пример субституции органов Клейненберга, установленный мною в прежних работах.

Как известно, большинство типичных офиур развивается с метаморфозом; половые продукты, попадая в полость бурсальных мешков, выводятся в воду, где и происходит их развитие. У некоторых офиур, часто арктических и антарктических, очевидно в связи с иными условиями существования наблюдается переход к живорождению. Это связано с расширением функции бурсальных мешков, так как они, помимо дыхательной, половой и выделительной функций, принимают функцию выводковых полостей. В бурсах происходит все развитие вплоть до образования сформированных маленьких офиурок (*Stegophiura nodosa*, Федотов). В данном случае мы имеем пример расширения функции органа,—принцип, установленный Плате.

Возможен и другой путь, который обеспечивает живорождение у типичных офиур. У *Hemionotus hexactis* (Федотов) бурсы сохраняют свои функции, обычные для офиур, развивающихся с превращением, но функцию выводковой полости принимает на себя вторичная полость тела. В ней происходит развитие молодки, достигающей значительных размеров и получающей свои бурсальные мешки еще до того, как молодка покинет тело матери. В данном случае никакого морфологического уподобления одного органа другому не происходит, бурсы не редуцируются: наблюдается лишь выполнение физиологии одного органа другим,—принцип физиологической субституции Федотова.

Наблюдаются у офиур еще и другие взаимоотношения между вторичной полостью тела и бурсальными мешками. Вместо обычного

заполнения бурсальными мешками вторичной полости тела (типичные офиуры) или полного вытеснения вторичной полости тела третичной (многоветвистые офиуры), в связи с редукцией числа половых желез до одной пары в каждом интеррадиусе, происходит редукция бурсальных мешков и соответственно с этим увеличение объема вторичной полости тела (у офиуры *Ophiopus arcticus*). Как известно, у типичных офиур бурсальные мешки, возникая в виде десяти впячиваний стенки тела, превращаются в мешки, помещающиеся во вторичной полости тела. Многочисленные половые железы половыми протоками, пронизывающими стенки бурсальных мешков, открываются в полость последних. У *Ophiopus arcticus* бursы также закладываются как десять небольших впячиваний стенки диска, которые однако дальше не развиваются. Каждая из них соединяется с половым протоком одной из десяти половых желез. Получается десять половых желез, лежащих непосредственно во вторичной полости тела. Протоки их образованы в проксимальной части собственно половым протоком, а в дистальной части рудиментом бursы. С редукцией бурс достигается восстановление того состояния вторичной полости тела, которое является общим для большинства современных иглокожих, не имеющих бурсальных мешков, вследствие чего полость тела ими не стеснена,—принцип ресубституции по неопубликованной работе Федотова.

В ряде морфологических закономерностей эволюционного процесса, установленных А. Н. Северцовым, значительное место занимают филогенетические изменения, связанные с редукцией органов. А. Н. Северцов установил два главных способа редукции органов. Во-первых, принцип рудиментации, когда зачаток редуцирующегося органа с самого начала развития является уменьшенным и когда у взрослой формы получается сильно уменьшенный, упрощенный орган. Во-вторых, принцип афанизии, когда орган закладывается и развивается до известной стадии нормально, а затем происходит сильное изменение зачатка, его уменьшение, которое приводит к полному исчезновению органа у взрослой формы. Эти способы редукции органов были установлены на ряде позвоночных животных.

В работе по изучению закономерностей онтогенетического развития зимней пяденицы, которая ведется мною совместно с Махотиным и Строгой, исследуется развитие крыльев этой формы. Как известно, у зимней пяденицы, являющейся серьезным вредителем плодовых деревьев и других зеленых насаждений у нас в Союзе, наряду с нормально крылатыми самцами, самки имеют сильно укороченные, редуцированные, потерявшие летную функцию крылья. Изучение развития крыльев у зимней пяденицы пока на стадии куколки показало, что развитие крыльев у самцов и самок идет одинаково до очень поздней стадии. У куколок двухмесячного возраста зачатки

крыльев у обоих полов почти не отличаются друг от друга. Зачатки крыльев у куколки самца и самки заполняют целиком хитиновые чехлики крыльев. Лишь на третьем месяце развития куколки наступает различие в развитии самца и самки. В то время как у самца зачаток крыла куколки постепенно развивается в крыло бабочки, у куколки самки с середины третьего месяца развития начинается редукция зачатка крыла куколки. Получается небольшой зачаток, занимающий теперь малую часть чехлика и превращающийся в рудиментарное крыло взрослой самки, которое не может служить органом полета, но, повидимому, сохраняет какое-то биологическое значение для самки. В данном случае мы имеем способ редукции органа, который занимает как бы промежуточное положение между принципом рудиментации и принципом афанизии. Орган до известной стадии развивается нормально, как полагается при афанизии, а затем уменьшается, но не исчезает, а сохраняется в рудиментарном виде, как следует по принципу рудиментации.

Уже этих сравнительно немногих примеров достаточно, чтобы убедиться, что морфологические закономерности эволюционного процесса, разработанные на позвоночных, применимы и к беспозвоночным. Богатство и разнообразие беспозвоночных, как современных, так и ископаемых, несомненно позволяют дополнить и развить морфологические закономерности эволюционного процесса. Вместе с тем из сказанного ясно, что в области беспозвоночных еще приходится разрабатывать вопросы сравнительной анатомии, эмбриологии и филогенетических отношений, т. е. многое такое, что в изучении позвоночных является пройденным этапом. Необходимо разрабатывать и применять к беспозвоночным методы преципитиновых реакций и серологических исследований, которые дали определенные результаты при изучении позвоночных, но пока недостаточно применяются к беспозвоночным. Для изучения эволюции животных, в частности беспозвоночных, необходимо применять биохимические исследования, так как они, как и другие эволюционно-физиологические исследования, дают новые критерии для понимания животных, дополняют и вносят поправки к морфологическим методам. Для разработки вопросов эволюционной морфологии крайне необходимы и методы экспериментальной морфологии, как это ясно из немногих приведенных выше примеров. Наконец, совершенно ясно, что для ряда проблем эволюционной морфологии, например для проблемы редукции органов, необходимо сочетание работ морфолога и генетика. Работы Чена и Медведева над редукцией зачатков крыльев и глаз у мутаций дрозофил, лишенных этих органов, во время онтогенетического развития под влиянием генов-редукторов указывают на значение фенотипетики, вскрывающей механизм проявления генов в признаки взрослого животного, для понимания принципов редукции органов.

Все это говорит за то, что для разработки вопросов эволюционной морфологии необходимо комплексирование всех перечисленных выше методов исследования.

Институт эволюционной
морфологии и палеозоологии.
Академия Наук СССР.

D. M. FEDOTOV. MORPHOLOGISCHE GESETZMÄSSIGKEITEN DER EVOEUTION IN ANWENDUNG AUF DIE WIRBELLOSEN

ZUSAMMENFASSUNG

Der vorliegende Aufsatz stellt einen Vortrag dar, der am 22. April 1936 vom Autor in einer Sitzung der Biologischen Gruppe der Akademie der Wissenschaften der UdSSR gehalten wurde. Der Autor beweist an Hand einiger Beispiele, die er in der Hauptsache seinen Arbeiten entnimmt, die Anwendbarkeit einer Reihe grundlegender morphologischer Gesetzmässigkeiten des Evolutionsprozesses, welche von dem Akad. A. N. Sewertzoff und seiner Schule für die Wirbeltiere ausgearbeitet wurden, auf die Wirbellosen. In Anbetracht der Richtigkeit der grundlegenden theoretischen Ansichten von A. N. Sewertzoff erscheint eine solche Folgerung nicht unerwartet. Sowohl für Sewertzoff als auch für Darwin ist die Evolution ein historisch-materialistischer Prozess: A. N. Sewertzoff sieht in ihr einen Anpassungsprozess, indem er jeglichen idealistischen, immanenten Anfang ausschliesst.

Der Autor geht zu Beginn des Aufsatzes auf diejenigen Vorzüge vor der Erforschung der Wirbellosen ein, welche die Erforschung der Wirbeltiere zur Aufklärung der morphologischen Evolutionsgesetze, die von Severtzoff aufgestellt wurden, gebracht hat. Im Vergleich zu den Wirbellosen ist die Zahl der Wirbeltiere nicht gross — ungefähr 40 000 Arten gegen 800 000 (nach Metcalf); sie sind in einem Subphylum vereinigt die dem Bau und der Verwandtschaft nach nahe stehen, während es bei den Wirbellosen einige Typen gibt, die dem Bau nach verschiedenartig sind und in verwandtschaftlicher Hinsicht weit auseinander stehen. Dank den Arbeiten der Anatomen, Embryologen und Paläontologen gibt es eine gut ausgearbeitete vergleichende Anatomie und Embryologie der Wirbeltiere, welche es bis heute noch nicht für die Wirbellosen gibt.

Ausser den Morphologen haben noch die Physiologen viel für das Verständnis der verwandtschaftlichen Beziehungen, der Phylogenie und der Evolution der Wirbeltiere geleistet. Der Autor verweist auf die grosse Bedeutung der Arbeiten über die präzipitiven Reaktionen nach der von Boyden und Wolffe verbesserten Methode, der serologischen Untersuchungen (Arbeit von Jakobs) und der biologischen Arbeiten von Needham, Baldwin, u. a.

Die Tatsache der unzureichend ausgearbeiteten Fragen der Morphologie der Wirbellosen, die der Aufdeckung der morphologischen Gesetzmässigkeiten der Evolution an den Wirbellosen hinderlich ist, wird durch das Fehlen z. B. eines allgemein angenommenen Standpunktes sogar in der Frage der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Haupttypen und -gruppen der Wirbellosen demonstriert. So ergeben sich in dem System, das von Prof. Livanov auf Grund der Ansichten von A. Lang und E. Meyer ausgearbeitet wurde, völlig andere Beziehungen zwischen den Typen als in dem vom Autor auf Grund der Ansichten von Hatschek, Grobben und Heider ausgearbeiteten System, in welchem die Teilung der höheren Typen in *Protostomia* und *Deuterostomia* angenommen wird. Das zweite System findet auch eine Stütze seitens der Physiologen Needham, Baldwin, E. M. Kreps, W. N. Borsook u. N. A. Verjbinskaja in bezug auf das Auffinden von Creatinphosphat und Argininphosphatsäure in den Muskeln bei der *Deuterostomia* und *Protostomia*.

Die Wirbellosen haben in diesem Zusammenhang eine Reihe grosser Vorzüge vor den Wirbeltieren. Dank der ungeheuren Menge und der Verschiedenheit der Formen, grösster Primitivität und Plastizität des Baues der erwachsenen Tiere und ihrer Entwicklungsstadien, dem hohen geologischen Alter und der Mannigfaltigkeit der Ökologie eröffnet die Erforschung der Wirbellosen weitaus grössere Möglichkeiten im Vergleich zur Erforschung der Wirbeltiere. Es ist auch leichter auf die Wirbellosen die Methoden der experimentellen Zoologie und der Entwicklungsmechanik anzuwenden, welche nicht selten gestatten, die Morphologie zu verstehen und von hier aus auch die Formenverwandtschaft. So ermöglichten die Versuche über die Regeneration der Polychaeten Prof. Iwanoff bei allen metameren Formen, die Existenz der larvalen und postlarvalen Segmente festzustellen und von hier aus die Beziehungen zwischen den verschiedenen Arthropodenklassen untereinander und zu den Anneliden festzustellen. Mit Hilfe der Regenerationsmethode erbrachte Dawydoff den Beweis für die Paarheit des Baues der Rüsselcölome bei den Enteropneusten, was dann die Frage über die Homologie der Cölome bei den Enteropneusten, Echinodermaten und Chordaten zu vertiefen gestattete (Fedotov). Durch Entfernung des Vorderkörpers der Antedonlarve erzielte Runnström bei dieser Form die Bildung dreier Paare von Cölomen, analog zur Entwicklung bei den anderen Klassen der Stachelhäuter; und dies verhalf dazu, die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Klassen dieses Typs besser zu verstehen.

Indem der Autor zu der Anwendung der von A. N. Sewertzoff aufgestellten morphologischen Gesetzmässigkeiten der Evolution übergeht, weist er darauf hin, dass die Evolution der *Myzostomidae* hauptsächlich nach dem Typ der Idioadaptation von A. N. Sewertzoff vor sich

ging. Die runde Körperform, die radiale Anordnung der Beine, die Umwandlung der Myzostomidenbeine aus den Parapodien der Polycheten, die Umbildung der Seitenorgane aus Empfindungsorganen in Organe zum Festhalten (Ansaugen), der funktionelle Ersatz des fehlenden Blutkreislauf- und wahrscheinlich des Atmungssystems durch einen verzweigten Darm, stellen Anpassungsformen der Myzostomiden an eine bestimmte Lebensweise auf den Seelilien dar, deren Beginn schon im Devon liegt. Die Entwicklung solcher spezieller Züge, die mit der wenig beweglichen Lebensweise verbunden sind, wie z. B. der Hermaphroditismus, die starke Entwicklung der Geschlechtsdrüsen, die Bildung von Geschlechtsausführungsgänge und Kopulationsorgane wie auch das Auftreten regressiver Züge bei den Myzostomiden und das Fehlen des Kopfs und Gehirns, kleine Dimensionen des Körpers, das Fehlen des Blutkreislauf- und Atmungssystems ergänzen die Besonderheiten der Evolution dieser Gruppe. Im allgemeinen ging die Evolution der Myzostomiden den Weg der Idioadaptation, Spezialisierung und morphophysiologischen Regression oder Degradation.

Die Bedeutung der Theorie der Phylembryogenese von A. N. Sewertzoff insbesondere seines Typs der Entwicklung auf dem Wege der Addition der Endstadien, oder der Anabolie, am Schluss der Ontogenese ist leicht an den Wirbellosen zu prüfen. Nach diesem Typ der Phylembryogenesen ging die Entwicklung der Ophiuren der Euryalae-Gruppe, bei welchen während der ontogenetischen Entwicklung nach der Metamorphose das Ophiurenstadium auftritt und darauf das Trichasterstadium (Fedotov). Die Seelilien geben ebenfalls ein Beispiel für die Entwicklung auf dem Wege der Anabolie nach A. N. Sewertzoff. Das erste armlose gestielte Jugendstadium (Cystoidenstadium) des recenten Antedons ist durch eine Reihe von Merkmalen den Permer gestielten Seestengellilien ähnlich, wie *Hemistreptacron*, *Embryocrinus*, u. a.; das zweite Stengelstadium des Antedons mit Armen (Pentacrinoidstadium) hat bekanntlich Ähnlichkeitszüge z. B. mit dem *Hyerinus*, mit den ausgewachsenen gestielten Seelilien, von denen ein grosser Teil im fossilen Zustande bekannt ist.

Die Prinzipien der phylogenetischen Organsveränderungen nach den verschiedenen Typen des Funktionswechsels und der Substitution der Funktionen und Organe, deren Bedeutung A. N. Sewertzoff beweist, hat in der Evolution der Wirbellosen keine geringere Bedeutung als in der Evolution der Wirbeltiere. Der Autor weist hin auf die Bedeutung des Funktionswechsels des ambulakralen Systems von Atmungs- zu Bewegungsorganen in der Evolution der Stachelhäuter. Er führt ein Beispiel für die Substitution der Organe nach Kleinenberg an, die von demselben bei den Ophiuren der Euryalae-Gruppe festgestellt wurde, wo die sekundäre Leibeshöhle substituiert ist durch die tertiäre Leibeshöhle. Als Beispiel für die Erweiterungen der Funktionen

der Organe nach Plate demonstriert er die Ophiure der *Stegophiura nodosa*, bei welcher die Bursen neben den gewöhnlichen Funktionen die Funktion der Bruthöhlen übernehmen. Ferner führt er ein Beispiel an für die physiologische Substitution, die von ihm an der Ophiure des *Hemionotus hexactis*, wo die sekundäre Leibeshöhle als Brut funktioniert, festgestellt wurde. Und schliesslich noch ein Beispiel für die Resubstitution, die von ihm an der Ophiure des *Ophiopus arcticus* entdeckt wurde, deren Bursen sich reduzieren, und wo sich diejenige Lage der sekundären Leibeshöhle wiedereinstellt, welche für die Mehrzahl der heutigen Klassen der Stachelhäuter typisch ist.

Ein Beispiel für die Bedeutung des Funktionswechsels bei den Wirbellosen hat man auch an den Bauchextremitäten der Insekten (in der Hauptsache nach der Arbeit von Machotin), bei welchen die Extremitäten des 8. und 9. Bauchsegments, nachdem die Funktion der Beine in eine Geschlechtsfunktion übergegangen war, Geschlechtsanhänge wurden und bei der stachelbewehrten Form zugleich Stachel.

Als Beispiel für die Reduktion der Organe bei den Wirbellosen, die einen Übergang zwischen den von Sewertzoff festgestellten Typen der Rudimentation und der Aphanasie darstellen, welcher die grosse Rolle der phylogenetischen Organveränderungen in der Entwicklung der Wirbeltiere zu Tage förderte, bringt der Autor die Entwicklung der Flügel der *Operophthera brumata* L. Nach dieser nicht abgeschlossenen Arbeit geht bei der *Operophthera brumata* L. die Entwicklung des Flügels beim Weibchen bis in ein sehr spätes Stadium ähnlich, wie die Entwicklung des Flügels beim Männchen; die Reduktion der Flügelanlage beginnt bei der Puppe im Alter von $2\frac{1}{2}$ Monaten und führt zu der Bildung eines rudimentären Flügels beim Weibchen ohne Flugfunktion. In diesem Falle ist neben der morphologischen Erforschung der Flügelentwicklung noch die phenogenetische Untersuchung der Reduktionserscheinung notwendig, was klar aus der Arbeit von Chun und Medvedev hervorgeht.

Zum Schluss kommt der Autor zu dem Ergebnis, dass eine Reihe der von A. N. Sewertzoff an der Wirbeltieren entdeckten grundlegenden morphologischen Gesetzmässigkeiten der Evolution vollkommen auf die Wirbellosen anwendbar ist. Er ist der Meinung, dass zur weiteren erfolgreichen Ausarbeitung der Evolutionsmorphologie eine Zusammenfassung der Methoden der vergleichenden Morphologie (an den rezenten und fossilen Formen), der Experimentalmorphologie, der Genetik, insbesondere der Phenogenetik, mit den physiologischen Methoden, z. B. den biochemischen und serologischen Untersuchungen und präzipitiven Reaktionen, notwendig ist.

С. А. СЕВЕРЦОВ

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ НАРОДНОГО ХОЗЯЙСТВА

Автор рассматривает вопрос о связи эволюционной теории и практики народного хозяйства. Теоретическая возможность изменять организмы на пользу человека дается теорией эволюции. При допущении постоянства видов такая возможность отпадает. Теория Дарвина дала синтез теоретических и практических знаний своего времени. В дальнейшем биологические дисциплины специализировались и при этом в значительной мере утратили эволюционную перспективу.

Автор рассматривает эволюционные построения генетики, динамики развития, морфологии и экологии, которые намечают возможность нового синтеза. Перечисляя ряд практических проблем народного хозяйства, автор отмечает моменты, которые вносит для их разрешения эволюционная морфология и биология.

Введение

Интересы современного народного хозяйства требуют разработки огромного количества биологических проблем, ранее представлявших только теоретический интерес. Наряду со старыми университетскими и академическими лабораториями возникли крупные отраслевые институты, разрабатывающие практические вопросы по заданиям хозяйственных организаций. Они, естественно, подходят к своим специальным проблемам с теми теоретическими установками, которые сложились в предшествующий период развития науки. Эти установки подвергаются жесткому испытанию практикой, в некоторых случаях получают подтверждение и укрепляются, в других же — оказываются недостаточными и требуют перестройки. Достижение очень многих хозяйственно важных задач связано с преобразованием существующих диких и домашних видов в новые, более полезные для человека формы. В других случаях требуется изменение видового состава и количественных соотношений видов в сообществе для размножения полезных и подавления вредных форм.

Поставленная таким образом задача овладения фауной и флорой делается теоретически возможной только на базе эволюционного учения. Разрешение старого теоретического спора о наследовании

благоприобретенных признаков имеет непосредственное практическое значение. Если изменения, вызванные непосредственным влиянием среды, упражнения или неупражнения органов, наследуются, то подход к изменению видов на пользу человека будет один, если же мы отвергнем наследование, как учит большинство генетиков, то другой. Таким образом, казалось бы, чисто академический вопрос имеет существенное значение для народного хозяйства. Выяснить правильность той или другой теории мы можем, только проверяя ее на практике. Каждая ступень в теоретическом познании увеличивает возможность овладения, каждая ступень овладения углубляет теорию. Теория определяет установки и направление практических исследований, а добытые практикой факты приводят к углублению теории. Отсюда необходимость органической связи теоретического и практического знания, кооперирования теоретических и отраслевых институтов.

В до-эволюционный период, когда животные и растения считались неизменными, целесообразное строение живых существ объяснялось теологически. Социальные и экономические изменения в Европе XVIII—XIX веков распатали старое библейское мировоззрение, а развитие геологии, сравнительной анатомии, систематики и других наук остро поставило вопрос о материалистическом объяснении происхождения живых существ и целесообразности их строения.

С этим вопросом связывался и вопрос о судьбах человечества. Легенды и мифы утверждали, что на заре своего существования люди были лучше, сильнее и счастливее, но золотой век миновал невосвратно. Человеческая природа несовершенна и греховна, и изменить этого нельзя. Такое, по существу трагическое, мировоззрение не мирилось с самосознанием классов, выступивших на смену феодального строя. Однако старое мировоззрение было опрокинуто только Дарвином. Только ему удалось доказать эволюцию и найти в теории борьбы за существование и естественного отбора ее материалистическое объяснение. Огромный успех Дарвина и ожесточенные возражения, которые встретило его учение, объясняется именно тем, что он заменил старое библейское мировоззрение новым. Эволюция стала основой нашей науки.

Однако до сих пор вопрос о связи эволюционного учения с практикой почти не ставился. Теория эволюции считается направлением науки, совершенно не связанным с хозяйственными вопросами. Дарвин доказывал эволюцию фактами из области систематики, сравнительной анатомии, палеонтологии, геологии и других теоретических дисциплин и объяснял ее, исходя главным образом из опыта сельских хозяев, скотоводов и охотников. Его теория была синтезом теоретических и практических знаний своего времени, синтезом, который привел к огромному росту биологии и вместе с тем к дифферен-

циации биологических дисциплин. Последарвиновское развитие науки во многих случаях изменило постановку поднятых им вопросов, но при этом общая эволюционная перспектива и кругозор этих дисциплин сузился. Это сужение, в свое время может быть и полезное, теперь начинает тормозить теоретические исследования и применение их в практике народного хозяйства. Требуется новый синтез, и в его построении мы должны исходить из проблем, поставленных Дарвином. Дарвин дал три основных проблемы: 1) проблему появления и передачи по наследству новых признаков, 2) проблему взаимодействия организма и среды, в результате которого образуются приспособленные к условиям существования формы, и 3) проблему филогенеза — восстановления исторического образования этих форм. Последняя проблема занимает особое место, так как без знания того, как совершался эволюционный процесс во времени, трудно говорить о законах, им управлявших.

Институт эволюционной морфологии и палеозоологии имени акад. А. Н. Северцова является единственным в СССР и за границей институтом, основной задачей которого является разработка исторических закономерностей эволюционного процесса. В нем сосредоточена наиболее многочисленная группа морфологов Союза. Поэтому на него ложится ответственная задача продумать, что дает его направление не только для теоретической биологии, но и для практики народного хозяйства. Вопрос о связи теории эволюции с практикой до сих пор не ставился вне узкого круга работников института. Первая попытка рассмотреть его представляет большие трудности, но она должна повести к более широкому обсуждению и способствовать разъяснению проблемы.

Глава

Наследование новых признаков и их появление в онтогенезе

Для биологии конца XIX и начала XX века характерно крайнее обособление отдельных дисциплин. Генетика, механика развития, систематика, экология, морфология замкнулись в кругу своих частных специальных вопросов и вместе с тем оторвались от эволюционной проблемы в целом. Эволюция осталась в плане общего мировоззрения, сделалась чем-то очень абстрактным и далеким, о чем нужно говорить в популярных лекциях на общие темы, но что не имеет никакого отношения к очередной научной работе.

Насколько далеки отдельные дисциплины от эволюции, видно из того, что один из основателей современной экологии — науки об отношениях организма и среды — Шелфорд считает, что экология не имеет отношения к эволюционному учению. Эльтон, крупнейший английский эколог, жалуется, что современные натуралисты, как те, что заняты вопросами экологии, так и те, что изучают физиологию диких жи-

вотных в природе, признают теоретизирование в области эволюционного учения пустой тратой времени, так как их задача — накапливать факты. Эльтон в этой же книге отмечает, что фактов накоплено много и скорее чувствуется недостаток в обобщениях. Морфолога, изучающего экспериментальным методом процессы индивидуального развития, редко интересует проблема исторического образования признака и проблема приспособления. Даже у представителей генетики, — науки, которая целиком выросла из дарвинизма, — замечается агностическое или даже отрицательное отношение к эволюции. Бэтсон в 1914 г., Нильсон в 1935 г. заявляли, что эволюция — это гипотеза, о которой мы ничего достоверного не знаем. Филипченко писал, что в генетике не может и не должно быть отдела, посвященного эволюции в целом или таким вопросам, как видообразование.

Исследуя передачу признаков по наследству, генетик часто забывает об организме в целом. Он упускает из вида, что каждая форма образовалась исторически в процессе приспособления к окружающим условиям среды и находится в определенных взаимоотношениях с ней. Вейсман отчетливо сознавал, что всякая теория, отвергающая наследование приобретенных признаков, неизбежно требует признания роли борьбы за существование и отбора. Поэтому он говорил о всемогуществе последнего. Но для большинства современных генетиков организм является только носителем наследственных и ненаследственных признаков. Их мало интересует вопрос о функции, биологическом значении признака в филогенезе и онтогенезе формы, с которой они работают. И при таком подходе легко возникает отрицательное отношение не только к теории естественного отбора, но и к эволюционному учению в целом.

Первые точные исследования по наследственности были произведены Гальтоном, который доказывал, что потомки родителей, отличавшихся высоким ростом, наследовали эту особенность. Тем самым дарвинизм получил сильное подтверждение. Иогансен, проверяя Гальтона на генотипически чистом материале, показал, что отбор не может изменить чистых линий. Отрицая закон регрессии Гальтона, он сделал вывод о бессилии естественного отбора. Де-Фриз, опираясь на свои эксперименты с энотерой, создал теорию мутационного видообразования. Виды образуются резкими скачками — мутациями. Мутации имеют место только в особые периоды жизни видов, которые вообще остаются стабильными.

Роль естественного отбора сводится к отсеиванию вновь появившихся неприспособленных форм. Таким образом, теория де Фриза делает ненужной гипотезу естественного отбора для объяснения формообразования. Этот взгляд сохраняется, несмотря на то, что Иогансен в дальнейшем показал, что мутации редко бывают резкими-скачкообразными и отличаются от сомаций только тем, что первые

наследственны, а вторые нет. Иогансен пишет: «Мутации поставляют материал для искусственного и естественного отбора. Но, как только что указано, чисто фенотипические изменения настолько значительны, что действие естественного отбора, сортирующего биотипы, должно оказаться весьма сомнительным и, конечно, будет довольно несовершенным, ибо природа не отбирает серии потомков по их средним свойствам, как это делается в современной рационально проводимой искусственной селекции. Здесь имеются только личные свойства отдельной особи — индивидуальный фенотип, если отбор вообще играет роль» (Иогансен, Элементы точного учения о селекции и наследственности). Иогансен допускает уничтожение отбором некоторых генотипов, но утверждает, что мы ничего не знаем о первоначальном их возникновении.

Чрезвычайно характерна позиция Бэтсона. Исходя из определенного представления о связи признака и гена (гипотеза присутствия и отсутствия), он делает вывод, что эволюция могла происходить только в результате исключения генов из первоначального многообразия. Следовательно, ген признается неизменным и появление новых генов отрицается. Этот взгляд можно поддерживать, только совершенно забывая о масштабе эволюционных изменений (например превращение рыбы в млекопитающее) и имея в виду лишь изменения мелких систематических единиц. Затруднения, которые встречает взгляд Бэтсона, приводят его к антиэволюционным выводам и заставляют утверждать, что эволюция есть недоказанная гипотеза. Возражения филогенетиков он отклоняет ссылкой на неполноту геологической летописи, благодаря которой отсутствие млекопитающих в палеозое может быть объяснено тем, что их еще не нашли.

Аналогичный ход мысли мы находим у Г. Нильсона. Дарвин, по его мнению, не дал удовлетворительной теории наследственности. Внутривидовая изменчивость получается благодаря скрещиванию рас, виды же при этом остаются неизменными. Таким образом, по Нильсону изучение наследственности приводит эволюционную теорию в тупик. Выход из этого тупика, по его мнению, могли бы дать работы Моргана и его школы, но поскольку исследования Меллера показали, что новые мутации, вызванные влиянием внешних условий, мало жизнеспособны (летали), они не могут дать материал для отбора. Отсюда Нильсоном делается вывод, что дарвинизм показал себя безжизненной теорией и эволюция, по всей вероятности, является просто фикцией, так как экспериментально она не подтверждена.

Плате (1935 г.) пишет, что Нильсон «льет воду на мельницу католических и протестантских ортодоксов». По его мнению положения Нильсона не подтверждаются данными генетики. Относительно же конечных выводов Плате считает, что более правильно проверять

построения генетиков, исходя из положения, что эволюция доказана, чем утверждать, что ее нет, так как она «экспериментально не подтверждена». Нам важно отметить, что Нильсон может создать видимость убедительности своих положений, только замыкаясь в рамках учения о передаче признаков по наследству, рассматривая эти признаки только как опознавательные сигналы и забывая об их биологическом значении. По Нильсону, вид представляется не как качественно отличная систематическая категория, по-иному, чем другие виды, относящаяся к окружающей среде, но просто как группа особей, отличающихся от других наследственными признаками.

Морган резко критикует взгляды Бэтсона и возражает против его антиэволюционных выступлений, но делает это тоже как генетик, для которого функция органов, их биологическое значение стоят вне рассмотрения. Эта односторонность приводит его к совершенно неприемлемым для эколога представлениям о процессе образования видов. Морган, например, пишет: «Бескрылые мухи в наших культурах возникли сразу путем единичной мутации. Мы привыкли слышать, что бескрылые насекомые встречаются на пустынных островах, ибо насекомые с хорошо развитыми крыльями там бы просто сдувались в море. Я не берусь решать, правильно это или нет, но во всяком случае бескрылые насекомые могут возникать не только путем медленного процесса, но и сразу». Мы видим и у Моргана непосредственный перенос лабораторного наблюдения в природу. У генетика не поднимается вопроса о том, что потеря крыльев изменяет всю биологию насекомого, у которого питание, отыскивание самки, — весь строй отношений к внешней среде, — связаны с полетом. Едва ли можно думать, что бескрылый мутант может оставить потомство. Единичная резкая мутация может удержаться у домашних животных, где борьба за существование воздействием человека, если не снимается вовсе, то существенно изменяется по сравнению с дикими видами. Генетики обычно забывают о том, что каждый признак появляется в какой-то момент индивидуального развития и каждый вид складывается исторически.

Вид состоит из живых организмов, качественно отличных от других, а не из носителей гено- и фенотипических признаков. Забвение экологии и филогенеза приводит к глубоким ошибкам. Токин, Презент и другие вскрывали эти ошибки с точки зрения диалектического материализма. Развитие самой генетики заставило отказаться от многих слишком поспешных выводов в теориях де-Фриза, Йогансена, Лотси и других. Работы Меллера и других исследователей показали, что воздействием физико-химических факторов могут быть вызваны наследственные, но не имеющие адаптивного характера изменения организмов.

Новые работы Фишера, Райта и Хольдена показали, как можно представить себе образование новых форм при действии отбора. Это потребовало достаточно сложного математического анализа. И тем не менее представления генетиков об эволюции, если они построены без глубокого анализа данных морфологии и экологии животных, остаются весьма своеобразными. Как пример новейшей эволюционной концепции крупного генетика, рассмотрим книгу Хольдена, представляющую для нас тем больший интерес, что она появилась недавно в русском переводе. Это — цикл лекций, читанных автором в 1931 г. Он начинает его с обычных доказательств эволюции, хотя иллюстрирует некоторыми новыми примерами.

Кратко описав случаи непрерывных изменений дарвиновского типа на примерах аммонитов и некоторых других форм, автор переходит к вопросу мутационной изменчивости внутри вида, затем к генотипической характеристике межвидовых различий и показывает, что они связаны с присутствием или отсутствием немногих, иногда всего одного гена. Его таблица признаков млекопитающих, из которой видно, что в разных родах, семействах и даже отрядах повторяются одни и те же гены, чрезвычайно интересна. Хольден особенно известен своими работами по математическому анализу естественного подбора. Основываясь на теории вероятности, он исследует, как может распространиться новая мутация в населении при условии, что она связана с другими генами и является рецессивной или доминантной, т. е. подвергает теоретическому исследованию действие естественного отбора.

В генетическом анализе лежит главный интерес книги; там же, где Хольден рассматривает общие эволюционные проблемы, обнаруживаются большие несообразности, к сожалению не отмеченные в предисловии Меллера, которым сопровождается русский перевод. По собственному признанию автора, значительным запасом сведений об эволюции он обязан книге Берга «Номогенез». В этой книге собран огромный литературный материал, но она написана для доказательства определенных взглядов автора и не может служить основным источником. В палеонтологических примерах чувствуется, что Хольдену чужды как филогенетические теории Осборна, Грегори, Абеля, Долло и других палеонтологов, так и обширная дарвинистическая литература. Он повторяет примеры развития неадаптивных признаков (хвост павлина, вымирание торфяного оленя), разобранных Илате еще в 1913 г., но не дает нового анализа этих примеров с точки зрения борьбы за существование и отбора. Особенно странно видеть в работе такого крупного исследователя, каким является Хольден в своей специальной области, перечень причин, которые, по мнению автора, вызывали изменения форм в течение геологических периодов. Мы приводим этот перечень в сокращенном виде:

а) Наследственные изменения случайного характера при расщеплении признаков, которые сами по себе не могут объяснить эволюцию.

б) Наследственная изменчивость, вызванная влиянием внешних воздействий среды. Хольден полагает, что в течение длительных периодов времени такие воздействия могли оказать значительный эволюционный эффект.

в) Изменения, вызванные внутренними, но не случайными причинами; вводя эти причины, он ссылается на «Номогенез» Берга.

г) Изменчивость, вызванная скрещиванием.

д) Отбор, причем различие полового и естественного отбора он считает несущественным.

Таким образом, генетик Хольден принимает и ламаркизм, и заимствованные у Берга аутогенетические взгляды и естественный отбор, который он ставит на последнем месте, не замечая того, что обе первые теории несовместимы с современной генетикой. Нам важно отметить, что генетика, которой Хольден несомненно владеет в полной мере, не дала ему критерия для анализа эволюционных проблем в целом. Интересен еще один момент. Хольден говорит о естественном подборе, но его примеры являются примерами не естественного, а искусственного подбора (селекция сорняков льна по Сапегину). Чувствуется, что Хольден, говоря об отборе, забывает о борьбе за существование и экологии. По самой постановке математических исследований по селекции видно, что он представляет себе не дикий вид, а домашнюю породу или сорт растений. Также характерно, что он почти ничего не говорит об адаптациях организма.

Одну из причин того, что проблема исторического подхода к формообразованию выпала из кругозора генетики, можно видеть в состоянии систематики животных и растений. В плане эволюционных постановок вопроса генетика ближе всего стоит к изучению образования мелких систематических групп. Но систематика в значительной мере отошла от эволюционных проблем. К мелким таксономическим группам трудно применить тот эмбриологический метод исследования филогенеза, которым пользуется морфолог при изучении крупных категорий. Поскольку палеонтология дала еще очень мало примеров образования видов, исследователям пришлось применить иной метод: они пытаются проследить генезис видов, определяя центры возникновения и пути расселения современных форм.

Исследовать проблему приспособления на мелких систематических группах, найти адаптивные различия между видами трудно, в особенности, если принять во внимание характер материала, с которым имеет дело систематик. Череп, пкурки, спиртовые коллекции дают мало возможности установить адаптации животных, которые удастся вскрыть, только изучая животных во взаимоотношениях с окружающей средой, чем занимается не зоогеография и систематика, а эколо-

гия. Тем интереснее для нас такие частные работы, как работа Гольдшмита, который нашел, что географические расы бабочки *Limantria dispar* различаются генотипическими признаками и эти признаки носят адаптивный характер; или работы Тимофеева-Рисовского, который установил, что географические расы дрозофилы различаются генотипически по их отношению к температуре. Восточные расы оказались устойчивыми к холоду и к теплу, южные менее стойки к холоду, а северные — к высоким температурам.

Эти выводы получаются у исследователей, которые не ограничиваются только экспериментальным материалом, но пользуются данными экологии и распространения, т. е. идут по пути синтеза биологических дисциплин.

Попытку связать учение о наследственности с экологией мы находим в теории генетико-автоматических процессов Дубинина и Ромашиова. Основная идея этой теории заключается в том, что после падежей, которые представляют собой нормальное явление, борьба за существование для переживших падеж особей делается легче. Если среди переживших падеж особей окажется мутант, то его потомство имеет много шансов размножиться, и вид приобретет новый признак. Мы не можем согласиться с этой теорией и с близкими к ней взглядами Эльтона, так как с нашей точки зрения интенсивность борьбы за существование не падает после эпидемии. Поэтому падежи не повышают вероятности мутанта размножиться и изменить наследственные признаки населения. Вопрос о распространении нового признака должен решаться на основании анализа адаптаций и их роли в борьбе за существование. Некоторые моменты этой борьбы мы отметим в соответствующей главе, но за недостатком места должны воздержаться от того подробного анализа, которого заслуживает теория Дубинина и Ромашиова, как одна из немногих попыток восстановить связь, намеченную Дарвином, между условиями существования животных в природе и законами наследования признаков.

Чрезвычайно интересно, что наш упрек генетике за оторванность от проблем исторического рассмотрения форм и оценки адаптивного значения признака за последнее время начинает выдвигать и практика. «Генетика,— пишет Лысенко (Лысенко и Презент, Селекция и теория стадийного развития растений) в разделе о закономерностях наследственного детерминирования признаков,— превратилась в учение о продвижении соединения и разъединения зачатков признаков и самих признаков через ряды поколений».

Лысенко, добиваясь наиболее рационального метода создания новых сортов и пород, требует изучения влияния внешних условий на развивающийся организм и реакций организма на воздействие внешних условий. Эти реакции обусловлены историческим форми-

рованием каждого сорта под влиянием человека и внешних факторов среды. Следовательно, нужно знать генезис скрещиваемых сортов и видов. Мы видим, что и у практиков-селекционеров, и у таких теоретиков наследственности, как Гольдшмит, уже намечается тенденция к синтетической постановке проблемы, пока синтеза генетики и экологии, а в дальнейшем, конечно, и филогенетики. Только на этом пути может быть уловлена специфичность отдельных систематических категорий, на которой настаивает В. В. Васнецов (1936). Обычно генетику и механику развития в качестве «экспериментальных дисциплин» противопоставляют «описательным». Механика развития выделилась из описательной эмбриологии, развивавшейся после Дарвина как эволюционная дисциплина.

Эволюционная теория возбудила большой интерес к эмбриологии беспозвоночных. Открылось огромное новое поле исследования, и начавшие накапливаться факты не укладывались в схему эмбрионального развития, намеченную Геккелем. Отчасти в связи с проблемой наследования благоприобретенных признаков к вопросам эмбрионального развития стали применять экспериментальный метод. Ру в ряде статей наметил задачи экспериментальной эмбриологии. Возникла проблема детерминации и перспективной потенции, стали исследовать физиологические проблемы онтогенеза, его изменения под влиянием силы тяжести, температуры и разных химических агентов. Позже развилось учение об организаторах, разрабатываемое Шпеманом, Филатовым, Гольдфреттером и др. Это направление привлекало своей новизной, точностью метода и надеждой получить каузальное объяснение индивидуального развития. Де-Бир (De Beer, 1926 г.), разбирая значение экспериментального метода в эмбриологии, говорит, что каждая наука в начальной стадии является описательной, и сравнительная анатомия описала крайне разнообразные структуры, удивительно приспособленные к выполнению своего назначения (функции). Описательная эмбриология показала последовательность их стадий развития в онтогенезе от яйца до взрослого организма, но при этом оставалось неизвестным, как пойдет процесс развития, если одна из предшествующих стадий будет изменена. На подобный вопрос мог дать ответ только эксперимент.

Эксперимент позволяет разложить на более простые компоненты сложный процесс индивидуального развития, в течение которого икринка лягушки превращается во взрослое животное. По де-Биру, значение механики развития и заключается именно в том, что она продвигает познание этого процесса на ступень дальше, чем сравнительный метод, пользующийся только бритвой и микроскопом. Экспериментальный и описательный методы должны взаимно дополнять друг друга; что же касается термина «объяснения», — пишет де-Бир, — то было бы абсурдно думать, что экспериментальная эмбриология

может объяснить развитие организма. Все, что она может сделать, это показать, что сложный и разнообразный процесс подчиняется некоторым определенным закономерностям. Экспериментальная эмбриология может очертить особенности живой материи и в калейдоскопической сложности сменяющих друг друга процессов развития наметить более простые черты. Активность живой материи — это одна из ее функций. Комбинируя знание функции с формой организма, можно дать более правильную картину, чем при помощи иных методов». Мы видим, что де-Бир считает механику развития и описательную эмбриологию не антагонистами, но дополняющими друг друга науками.

М. М. Завадовский также ставит задачу проследить законы индивидуального развития и вскрыть взаимодействие внутренних и внешних факторов, определяющих его ход. По собственному признанию Завадовского, его книгу «Динамика развития» объединяет идея, что всякое наблюдаемое явление, в том числе форма и организация животного, которое служит главным объектом исследования зоолога, представляет собой лишь этап на пути бесконечного непрерывного процесса. Любой признак существует во всех своих деталях лишь малое время. Образовавшись из предшествовавшего признака, он тотчас же превращается в свое производное. Любой признак индивидуума является звеном в цикле индивидуального развития. В этом Завадовский несомненно прав, но в его формулировке отсутствует указание на функциональный момент в развитии органов и на их биологическое значение для развивающейся особи, а этим самым ограничивается возможность вскрыть специфику онтогенеза отдельных форм.

По Завадовскому, условия сходства в развитии отдельных звеньев (механику наследования) изучает генетика, которая является прямым продолжением механики развития на путях изучения циклов превращений (Завадовский, Внешние и внутренние факторы развития, 1928, стр. 211). «Формулированное нами положение, что развитие вида есть частный случай развития индивидуума, переносит центр тяжести проблемы из области филогении в пределы механики развития, из сфер туманов доисторического прошлого и разговоров в пределы современности».

Эта формулировка очень характерна для зоолога-экспериментатора, но мы не можем с ней согласиться. Генетика, исследуя законы передачи признаков по наследству, вовсе не исчерпывает проблемы эволюции. Эволюция рода — филогенез — не может быть приравнена к истории индивидуального развития прежде всего потому, что филогенез протекает при смене поколений, ведущих борьбу за существование. При формировании видов действуют биотические факторы внешней среды — борьба за существование и естественный

отбор, т. е. явления иного порядка, чем те физиологические воздействия, которые рассматривает механика развития. Сложная проблема отношения филогенеза и онтогенеза, о которой написано столько страниц защитниками и противниками закона Мюллера-Геккеля, не решается простым и, конечно, неправильным указанием, что развитие вида есть частный случай развития индивидуума, как предполагает Завадовский. Законы развития индивидуума не исчерпываются теми, которые изучает экспериментальное исследование онтогенеза. Онтогенез каждой формы есть продукт истории, так как каждая развивающаяся особь ведет борьбу за существование, обладает специальными эмбриональными приспособлениями, которые появились в результате исторического процесса. Для понимания этих эмбриональных приспособлений, как и адаптаций взрослых организмов, требуется изучение борьбы за существование. Экспериментальная и описательная эмбриология вскрывает только морфо-физиологические факторы развития, — генетика, как мы видели, исследует механизм передачи признаков по наследству. Эти дисциплины должны взаимно дополнять друг друга, исследуя не только как мигрирует признак в ряду поколений, но и как он осуществляется в онтогенезе.

Глава II

Историческое направление эволюционного исследования

В научных журналах первого 30-летия дарвинизма до 90-х годов прошлого века мы видим огромное преобладание сравнительно-анатомических и эмбриологических работ, свидетельствующих об интересе ученых к историческим вопросам эволюции. Сравнительные анатомы, эмбриологи и палеонтологи — Геккель, Гегенбаур, Бальфур, Видерсгейм, Фюрбрингер, Гексли, Коп, Вл. Ковалевский и многие другие, — пользуясь тройным методом филогенетического исследования Геккеля, работали над построением родословного дерева животного царства. К 90-м годам прошлого века в основных чертах оно было построено. Но в то же время биогенетический закон Мюллера-Геккеля, лежавший в основе филогенетических построений, подвергся критике эмбриологов и теоретиков наследственности, доказывавших, что эмбриональные приспособления (ценогенезы) и сдвиги во времени закладки органов (гетерохронии) не позволяют пользоваться этим законом для восстановления истории организмов (Кейбель, Меннерт, Гертвиг и др.).

Геккелю во многих случаях справедливо указывали на необоснованность его филогенезов, и это усиливало сомнения в пригодности эмбриологического метода для филогенетического исследования.

Часто говорят, что описательная эмбриология по сравнению

с экспериментальной стоит на более низкой научной ступени, но при этом часто забывают, что описательная эмбриология ставила своей целью не только описать стадии индивидуального развития, но и вскрыть историю рода, найти в процессе онтогенеза указания на филогенез изучаемой формы. Эта задача не может быть снята постановкой другой, может быть не менее важной, — изучения физиологических закономерностей индивидуального развития. Наблюдаемые ныне физиологические закономерности, соотношение внутренних и внешних факторов развития слагались исторически под контролем борьбы за существование. Следовательно, может быть поставлен вопрос и о филогенезе этих отношений. Таким образом, оба направления взаимно друг друга дополняют. Филогенетики по почину Геккеля пользовались тройным методом: сравнительно-анатомическим, эмбриологическим и палеонтологическим. Однако материал и техника работы палеозоолога и эмбриолога настолько различны, что и здесь имело место изолирование дисциплин. Только в новейшее время несколько усилилась тенденция к сближению между ними.

Работы таких палеонтологов, как Грегори, Стеншио, Осборн и др., носят сравнительно-анатомический характер и выполнены частью на ископаемых, частью на современных животных. Некоторые исследователи находят, что единственно надежным методом филогенетического исследования является палеонтологический, но это не верно.

Палеонтолог устанавливает прежде всего методом сравнительной анатомии переходы между формами, найденными в разных слоях, причем нахождение в более глубоких слоях вовсе не всегда является гарантией большей древности. Несмотря на огромное и все увеличивающееся количество находок, мы до сих пор имеем мало рядов, которые могут считаться рядами предков. Чаще это будет то, что называют, по Абелю, *Formen* или *Stufenreihen*. В построении этих рядов палеонтология сближается с анатомией рецентных форм. Эмбриологический метод дает в руках современных морфологов не менее надежные результаты и при этом гарантирует, что реконструированные при его помощи черты строения предков принадлежали действительно предкам, а не боковым ветвям, как это бывает в палеонтологии. Но у палеонтолога имеются свои огромные преимущества. Ископаемые находки крайне обогащают количество форм и дают возможность проследить их эволюцию во времени и пространстве. В результате работ американских и европейских палеонтологов вскрывается история целых фаун. Ряд палеонтологов, продолжая линию Ковалевского, исследуют не только морфологию и функцию органов, но и экологические отношения. Долло, Абель создают палеэкологию, и их работы должны быть приняты во внимание каждым биологом.

Америка была довольно долгое время страной, наиболее богатой ископаемыми остатками: в недавнее время исключительно интересные находки фауны рыб были сделаны в Гренландии и на Шпицбергене. В СССР раскопки дали еще очень мало, но то, что найдено, указывает на исключительно ценные материалы, находящиеся в земле.

С начала XX века палеозоология сделалась, пожалуй, ведущей филогенетической дисциплиной, привлекающей к себе внимание не только теоретическим интересом, но и любопытством к памятникам прошлой жизни земли. Морфологические и эмбриологические исследования современных форм вызывали гораздо меньше внимания широких кругов исследователей. А между тем морфологами проделана за последние 40 лет огромная работа. Пересмотрены старые теории сравнительной анатомии, разработана методика и внесены большие поправки в старые филогенетические построения. В основе филогенетических работ остался биогенетический закон Геккеля. Несмотря на все возражения против этого закона, им с успехом продолжают пользоваться для восстановления филогенеза органов.

Если мы просмотрим основные сводки по сравнительной анатомии, как более старые Гегенбаура или Видерсгейма, так и новейшие, например Любоша, то найдем в них обширный материал по эволюции систем органов и по анализу таких проблем, как гомология и аналогия, но почти не встретим обсуждения эволюции организма как целого.

Вопрос об эволюции функций стоит среди других морфологических работ особняком. Поднятый Дорном, развивавшийся далее Клейнбергом, а позже Федотовым, вопрос этот нашел полную разработку в исследованиях А. Н. Северцова. Проблемы отношений организма и среды сравнительные анатомы почти не касались, и только совсем недавно появилась книга Беккера, который строит биологическую анатомию в духе Абеля. Морфологи выдвигали на первый план проблему филогенеза. Они стремились восстановить исторический ход эволюции, но не трудно видеть, что их материал сам по себе еще не дает ответа на вопрос, каковы движущие силы эволюционного процесса. Поэтому среди морфологов наблюдаются большие расхождения в теоретическом объяснении эволюции.

Многие исследователи придерживаются той или иной формы аутогенетических теорий и ламаркизма. О. Абель, исследуя ископаемых лошадей, нашел, что некоторые типы, несмотря на то, что условия внешней среды изменились, продолжают развиваться в направлении, наметившемся в прежних условиях обитания. На этом основании он формулировал свой закон инерции, который очень трудно принять, так как он несовместим с теорией борьбы за существование.

А. Н. Северцов, различая экзогенные и эндогенные теории эволюции, указывает, что эндогенные теории не приемлемы, так как негроз-

можно, чтобы одни формы изменялись одновременно и согласованно с другими, с ними связанными формами, без всякого воздействия среды.

К этому взгляду А. Н. Северцова приводит сопоставление филогенезов многих одновременно развивающихся форм, но в конечном счете его возражение основано на сознании несовместимости аутогенеза и борьбы за существование. И действительно, аутогенетические взгляды можно защищать только при полном забвении воздействий, которые испытывает организм от абиотических и биотических факторов среды. Вот почему наиболее крупные исследователи: Плате, Осборн, Абель, признают ламаркизм только наряду с естественным отбором.

Палеонтологи стремятся построить филогенез не органов, а животных в целом, но они имеют дело только со скелетом животных. Очень редко у ископаемых форм можно установить строение мягких частей, органов дыхания, сосудов и пр., как это удалось Стеншио для *Ostracodermia*. Поэтому палеонтологам трудно оценить биологическое значение этих органов. Морфолог в этом отношении находится в более выгодных условиях. В этом смысле показателен путь акад. А. Н. Северцова, который перешел от изучения филогенеза органов к филогенезу форм и, связав изучение формы, как таковой, с исследованием функции, смог подойти к закономерностям эволюционного процесса и создать новую теорию эволюции.

Ранние исследования Северцова носят обычный характер филогенетических работ конца XIX и начала XX века. В 1910—1913 гг. он переходит к теоретическим вопросам и дает первый очерк теории филэмбриогенеза, а в 1931 г. выходит в свет «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution», в которой он сводит громадный фактический материал и излагает свои теоретические взгляды. Эта книга представляет итог 20-летней работы всей школы над определенной группой вопросов.

По представлениям Геккеля и большинства эмбриологов, новые признаки появляются у взрослых форм, а затем сдвигаются на более ранние стадии развития. Поэтому онтогенез и мог рассматриваться как краткое, затемненное эмбриональными приспособлениями и сдвигами закладок во времени и пространстве, повторение истории рода. Теория филэмбриогенеза ставит вопрос совершенно иначе. Новые признаки появляются не у взрослого, а у развивающегося организма. Вместо вопроса о том, можно ли познать историю группы по данным эмбрионального развития, ставится и разрешается другой вопрос: как появляются новые признаки в онтогенезе. Новая постановка позволяет дать определенный ответ и на вопрос о ценности биогенетического закона, как метода филогенетического исследования. По Северцову, эмбриологический метод дает возможность вскрыть исто-

рию образования органов, но для восстановления полного строения предка требуется анализ функциональных связей между органами, филогенез которых вскрывается исследованием. Отсюда огромное внимание, которое уделяет учение Северцова вопросам корреляции и функции органов. Всякое изменение формы вызывается изменением функции и связано с изменением внешней среды. Изменения среды в первую очередь отражаются на органах и имеющих к ней непосредственное отношение конечностях, коже, кишечном тракте (экзосоматические органы по терминологии Северцова). Эти изменения вызывают изменения других систем, коррелятивно с ними связанных (эндосоматические органы первого и второго порядка). Таким образом, эволюция одной системы органов коррелятивно вызывает постепенное изменение всего организма.

А. Н. Северцов подробно разрабатывает вопросы смены функций, их расширение и субституцию. Отрицая наследование благоприобретенных признаков, он указывает, что многие особенности, часто имеющие существенное значение для организма, определяются не генотипически, несмотря на свою устойчивость в ряду поколений. Эта устойчивость может зависеть от постоянства внешних условий (глаз протея) или от того, что данный признак связан коррелятивно с генотипическим.

Таким образом, теорией филэмбриогенеза поставлен по-новому вопрос о появлении признаков, получивший интересное развитие в работах учеников Северцова. Акад. И. И. Шмальгаузен нашел, что наблюдающаяся у некоторых пород кур связь признака оперенности ноги и брахидактилии, при отсутствии этой связи у других пород, обусловлена не различиями генов, но временем закладки перьев в онтогенезе. Мезенхима, освободившаяся при укорочении пальцев, используется на развитие перьев. Это происходит только на определенных стадиях.

Необходимость органической связи эволюционной морфологии и генетики доказывает рядом примеров С. Н. Боголюбский в статьях 1934—1936 гг. Таким образом, теория филэмбриогенеза открывает путь синтеза морфологии и генетики. Та же теория позволяет по-новому подойти и к проблемам механики развития.

А. А. Машковцев экспериментально исследовал у разных форм роль внешних и внутренних факторов развития органов. Сравнительный метод и исторический подход к этой основной проблеме экспериментальной морфологии на примере легких, жабр, глаза и других систем органов показали, что у прогрессивно развивающихся форм увеличивается роль внутренних факторов развития, а роль внешних уменьшается. Эту смену факторов развития не трудно связать с приспособлениями этих форм к новым типам онтогенеза. Очевидно, что легкое эмбриона ящерицы, который должен начать ды-

шать легкими немедленно после вылупления из яйца, не может развиваться по типу аксолотля, у которого этот орган развивается под влиянием функции. Таким образом, факты, найденные А. А. Машковцевым при историческом подходе к вопросу механики развития, показывают, что адаптации могут охватывать не только морфогенез, но и факторы, от которых зависит осуществление признака. Из работ А. А. Машковцева следует, что найти общие закономерности онтогенеза можно, только подходя к нему с исторической точки зрения и вскрывая генезис специфических особенностей онтогенеза каждой группы.

Если теория филэмбриогенеза рассматривает процесс индивидуального развития, то вторая более общая морфобиологическая теория А. Н. Северцова устанавливает морфологические закономерности эволюции систематических групп. Эта теория намечает несколько путей эволюции: 1) путь или направление морфофизиологического прогресса, когда функции органов и организма в целом делаются более эффективными и разнообразными; 2) путь, обратный этому направлению, когда функции упрощаются, органы редуцируются и организм в целом деградирует; 3) наконец, путь идиоадаптации, когда формы приспособляются к различным условиям среды, но их организация не повышается и не понижается.

Каждое из этих направлений ведет к биологическому прогрессу. А. Н. Северцов различает морфофизиологический прогресс и регресс от прогресса и регресса биологического. Биологический прогресс или победа в борьбе за существование, являясь результатом морфофизиологических изменений, характеризуется увеличением ареала распространения группы, увеличением численности особей, образованием дочерних групп. Проследивая изменения в направлении эволюционного процесса, Северцов находит, что формы, пошедшие по пути прогрессивной эволюции, затем сменяют это направление на идиоадаптивное или регрессивное. Но всегда эволюция носит приспособительный характер и связана с изменениями внешней среды.

Характеризуя приспособление, А. Н. Северцов особо выделяет группу приспособлений — «Ароморфозов» (аро — повышать, морфоз — изменение). Он относит к ним приспособления, повышающие общую жизнедеятельность животного. Эти приспособления обычно развиваются у той или другой группы позвоночных, которая затем распадается на дочерние формы, приспособляющиеся к новым условиям среды. Может случиться, что одна из этих дочерних ветвей вновь пойдет по пути ароморфоза и позже даст новый куст идиоадаптаций, или эволюция пойдет в направлении морфологического регресса.

Ароморфозы характеризуют собой родоначальников больших групп, например классов или подклассов; идиоадаптации характерны для отрядов, семейств и меньших единиц.

Примеры типичных ароморфозов дают преимущественно прогрессивные изменения эндосоматических органов. Например, прогрессивное развитие центральной системы, легких, сердца, почек является несомненно ароморфозами класса, что легко проследить в ряду позвоночных от примитивных рыб к млекопитающим.

Таким же ароморфозом надо считать замену хряща в скелете рыб более легким и прочным веществом — костью. Примерами идиоадаптаций будут защитные окраски, панцыри, приспособления конечностей к рытью, плаванию, бегу и т. д. Как примеры эмбриональных приспособлений можно указать на зародышевые оболочки, амнион и различные редуцирующиеся у взрослых животных личиночные органы.

Понятие ароморфоза имеет очень большое значение. Оно относится как раз к тем признакам, которые смутно сознавались как прогрессивные и не совсем подходили под категорию тех приспособлений к внешней среде, развитие которых объяснялось естественным отбором. Нам представляется, что именно образования, которые Северцов назвал ароморфозами, заставляли исследователей вводить принципы совершенствования, заложенного в организмах. Северцов, рассматривая ароморфозы как одну из форм приспособлений к внешней среде, тем самым уничтожает повод построения аутогенетических теорий. А. Н. Северцов подчеркивает, что ароморфоз есть приспособление, повышающее жизнедеятельность организма, которое сохраняется очень устойчиво у далеко разошедшихся, приспособившихся к очень разнообразным условиям среды, форм. Типичные ароморфозы захватывают важные эндосоматические системы органов. Понятно, что прогрессивное развитие их действительно повышает жизнедеятельность, разнообразие и быстроту реакций животных на воздействия внешней среды. Значение ароморфозов легко пояснить на следующем примере.

Среди охотников-борзятников и любителей конского спорта существует выражение, что борзая собака или лошадь скачет не ногами, а кровью. Этим они хотят сказать, что «кровное» животное скачет быстрее и лучше, чем полукровное или беспородное. Поэтому рекомендовалось никогда не применять в породу кровных лошадей производителей, может быть безупречных по экстерьеру, но не имеющих определенной родословной. Известно, что кровная лошадь даже с пороками в экстерьере обгоняла безупречную по внешним признакам, но некровную. Это объясняется очень просто. У кровных лошадей больше размеры сердца, шире просвет главных кровеносных сосудов, лучше развиты легкие. Кровная лошадь обладает более точно и напряженно работающей нервной системой. Это обеспечивает необходимую для быстрого бега силу и выносли-

вость, способность вынести очень большое напряжение. Именно эти свойства, зависящие от строения внутренних органов, позволяют ей, несмотря на недостатки в строении конечностей, выигрывать состязания с беспородным, некровным соперником. Совершенно очевидно, что форма, обладающая прогрессивными признаками, повышающими общую жизнедеятельность, может их использовать в самых разных стадиях и биологических зонах, приспособляясь к ним путем изменения экзосоматических органов, конечностей, формы тела и т. д. Этим и объясняется огромная устойчивость ароморфозов по сравнению с идиоадаптациями, которую подчеркивает А. Н. Северцов.

Ароморфоз вызывает биологический прогресс: увеличение численности особей, расширение ареала и образование систематических групп, но то же действие производят и идиоадаптации. Некоторые считают, что ароморфоз трудно отличить от адаптаций к широко распространенным условиям среды. Нам представляется, что всякая новая адаптация, в том числе и ароморфоз, ведет к биологическому прогрессу. Различие здесь скорее количественное, чем качественное. Это будет понятно, если мы сопоставим морфобиологическую теорию Северцова с законом адаптивной радиации Осборна. Осборн не говорит, что новое приспособление является причиной адаптивной радиации, но на огромном количестве тщательно прослеженных филогенезов показывает, что каждая обособившаяся группа очень быстро радирует в разные жизненные зоны и распадается на отдельные стволы, существующие очень длительные геологические периоды.

Каждая обособившаяся форма дает группу подчиненных систематических единиц — отрядов, семейств, родов и видов.

Эти таксономические группы образовались в результате процесса адаптивной радиации предка, в то время как группа высшего значения принадлежит предшествующему циклу радиации, более древнему кусту форм и, отделившись, существует, по Осборну, неопределенно долгое время. Иногда две ветви, заселившие разные географические области, дают сходные, аналогичные формы, развивающиеся в близких экологических условиях.

Таким образом, образование параллельных или конвергентных форм, приводившееся некоторыми авторами в доказательство внутренних причин эволюции, Осборн толкует как прямой результат приспособления к сходным условиям среды. Морфобиологическая теория хорошо объясняет этот процесс. Вновь приобретенные приспособления вызывают биологический прогресс. Потомки каждой обособившейся формы разделяются, захватывают новые места и образуют дочерние таксономические группы. В основе радиации классов лежат ароморфозы, например те, которые отличают рептилий от амфибий, млекопитающих или птиц от рептилий. В основе образо-

вания отрядов и семейств лежат идиоадаптации к более или менее широко распространенным условиям среды.

Морфобиологическая теория эволюции делает нам понятным эти явления, но именно она-то и создает огромное поле исследований. Нам не хватает детального знания филогенезов, в особенности мелких систематических групп, и мы почти не знаем экологического значения их признаков. Можно указать случаи, когда прогрессивная эволюция зубов у некоторых растительноядных не сопровождается значительной, соответствующей масштабу изменений, радиацией; можно привести примеры, когда прогрессивное развитие зубов обусловило значительную радиацию, как это мы знаем по отношению к хищникам. То обстоятельство, что ароморфозы характеризуют собой классы, заставляет признать, что качество этих приспособлений иное, чем качество идиоадаптаций.

Эти трудные вопросы станут несколько яснее, когда мы рассмотрим основные моменты борьбы за существование. А. Н. Северцов, поставив биологический прогресс в непосредственную связь с ароморфозами и эмбриональными приспособлениями, рассматривал победу в борьбе за существование как результат морфофизиологического прогресса. Этим он создал базу для синтеза филогенетических и экологических исследований. Давая формулировку понятия биологического прогресса, он как морфолог обращает главное внимание на филогенез приспособлений. Более подробный анализ биологического прогресса возможен только на базе экологических исследований борьбы за существование. К рассмотрению этой проблемы мы и переходим в следующей главе.

Глава III

Экологические факторы эволюции

Учение о борьбе за существование составляет краеугольный камень дарвинизма, но оно разрабатывалось меньше, чем любая проблема эволюции, и это в сильнейшей степени отразилось на теоретических построениях, а через них и на постановке практических вопросов. В этой главе мы неизбежно должны коснуться вопросов и положений, подробно развитых в нашей работе «Морфологический прогресс и борьба за существование», доложенной на сессии Биологической группы в мае 1936 г. и помещенной в настоящем выпуске.

До недавнего времени авторы ограничивались отдельными примерами борьбы за существование и часто забывали о ней в целом. За последние годы интерес к этому вопросу сильно увеличился, но вопрос о значении борьбы за существование, как фактора эволюции

приспособлений, в сущности еще не поставлен. Мы попрежнему должны исходить из работ Дарвина.

Говоря о работах Хольдена, мы указывали, что естественный отбор является следствием изменчивости и борьбы за существование. Правильно оценить эволюционное значение естественного отбора можно, только зная, как протекает борьба за существование в природе. Условия этой борьбы в сильнейшей мере зависят от тех приспособлений, которые позволяют виду выдерживать соперничество с другими формами, преодолевать неблагоприятные условия внешней среды, питаться и размножаться. Отсюда вытекает, что условия отбора должны быть у разных форм неодинаковы и по-разному влиять на эволюцию группы.

Математический метод, являясь чрезвычайно мощным орудием и позволяя делать выводы, не доступные для обычного мышления, остается все же только особым логическим методом, и ценность выводов, к которым он приводит, зависит от предпосылок, положенных в основу математических уравнений. Вольтерра исходил из очень простых предположений и создал теорию отношений хищников и жертвы. До него никакой теории не было, но, как я показываю в другой работе, по отношению к позвоночным его теория применима с большими ограничениями. Гаузе также доказал, что для одних видов простейших, с которыми он экспериментировал, законы Вольтерра оправдываются, для других — нет. Для каждого вида это зависит от способа ловли добычи и условий среды. Таким образом, прежде всего нужно изучить экологию форм, находящихся в определенном филогенетическом отношении друг к другу и различающихся своими адаптациями. Только в этом случае можно установить связь количественных закономерностей, определявших динамику населения с их морфофизиологической эволюцией, и подойти к обобщениям, в которых, по свидетельству Эльтона, так нуждается экология.

Просмотр литературы показывает, что широко распространенная идея, приписывающая начало современной экологии Геккелю, неправоверна. Ни Геккель, ни его последователи не дали экологических работ. Геккель лишь формулировал задачи экологии, которая ведет свою традицию от чисто прикладных дисциплин, вовсе не связанных с традицией Геккеля.

Известно, как далеко от классической университетской науки стояли сельскохозяйственные энтомология, типология леса и другие прикладные дисциплины. Работа, в которой установлено понятие биоценоза, носит название: «Устричные мели и устричное хозяйство» (Möbius, 1877). Для экологии характерно большое внимание к числовым отношениям среди животных, что совершенно понятно именно для прикладных наук, интересующихся эксплуатацией природ-

ных объектов. Эколог исследует население, а не единичную особь. Мы уже говорили, как слаб интерес экологов к вопросам эволюционного учения. Достаточно примера Чалмана, который в своем понятии биотического потенциала, понятии несомненно важном для эколога, забывает о борьбе за существование и по существу, стремясь найти метод количественной характеристики интенсивности борьбы за жизнь, говорит «о сопротивлении среды», законе Ома, оперирует физическими, а не биологическими понятиями. Но оторвавшись от традиций Геккеля и эволюционных вопросов, современная экология была вынуждена вернуться к ним в своей основной проблематике. Геккель поставил проблему экологии, чтобы понять эволюцию форм, практика поставила ту же проблему, чтобы овладеть ими. Это совпадение проблематики весьма знаменательно.

Экологи-практики в своих целях подходят к тем же проблемам, что и морфологи, исследующие адаптации и филогенез животных. Такие понятия, как «ниша» или «жизненная форма», получают правильное освещение в свете эволюционных идей. Некоторые авторы считают жизненную форму основным понятием экологии и пытаются построить классификацию этих форм, отличную от естественной системы организмов. Между тем понятие жизненной формы обозначает то же явление, которое морфологи, как мы указывали выше, называют термином «параллелизма». Мы видим, что экологи, исходящие из сходства условий среды, и морфологи, исходящие из сходств, приобретаемых организмами в процессе эволюции приспособлений к этим сходным условиям, приходят к одним и тем же обобщениям.

Тождество параллельных форм с жизненными формами экологов заставляет признать, что системы жизненных форм, отличной от естественной филогенетической системы организмов, быть не может. В дальнейшем это заставит экологов учитывать филогенетическое положение форм, которыми они пользуются, чтобы характеризовать условия данной местности ее обитателями. Эта задача оказывается возможной именно потому, что формы эволюционировали, приспособляясь к определенным условиям среды, и, переходя из одного комплекса условий в другой, теряли адаптированность к прежним условиям. Вопрос о связи каждой формы со строго определенным комплексом условий среды, с определенной стацией или биоценозом, надо признать одним из наиболее твердо установленных положений биологии, хотя часто мы не знаем деталей этих связей. Мы должны различать положительные моменты этой связи, наличие определенных условий, делающих для вида возможным обитание в данном районе, и моменты отрицательные, не позволяющие ему выселиться за пределы стации. Обычно указывают только на первую группу факторов. Она хорошо выражается законом экологического минимума, как он сформулирован Гессе.

Из всего множества факторов, необходимых для существования вида, распространение его ограничивается тем фактором, который представлен в наименьшем количестве. При его отсутствии вид также будет отсутствовать, хотя бы все остальные были налицо. Обычно экологи просто констатируют отсутствие вида вне пределов его стации, но этого утверждения недостаточно. Вид не просто отсутствует, он не может существовать вне своей стации, потому что за ее пределами естественный прирост ниже смертности и разность между ними тем выше, чем больше условия отличаются от той стации, к которой он приспособлен. Таким образом, ареал распространения вида или отдельной популяции ограничен зоной смерти. Перед нами возникает вопрос, как вид может перейти эту зону и заселить новые стации. Приспособления, которые необходимы для обитания в ней, могут развиваться только, когда он ее заселит. Это одно из основных затруднений всякой эволюционной теории, учитывающей значение борьбы за существование. Оно редко формулируется определенно, но подразумевается, когда авторы пытаются отыскать адаптивные признаки, различающие виды или подвиды животных.

Чтобы ответить на поставленный вопрос, надо рассмотреть, что значит для вида быть приспособленным к той или другой стации.

Мы знаем, что в природе существует большая смертность, которой соответствует естественный прирост. Численность животных каждого вида определяется отношением рождаемости и смертности в данный момент его существования. Наши современные знания о динамике населения позволяют указать три важнейших категории гибели в борьбе за существование (С. А. Северцов, 1930—1933): 1) индивидуальную гибель от хищных животных, случайных причин и незаразных болезней, 2) гибель массовую от стихийных причин. Она вызывается повторяющимися с известной частотой колебаниями климата, например: особо суровыми снежными зимами, гололедицей, морозами, слишком большим количеством осадков или, наоборот, засухой. Характерной чертой этих климатических депрессий, действующих непосредственно или через голодовку, является то, что гибель в этом случае не связана с плотностью населения животных. 3) К третьей категории мы относим массовую гибель от заразных болезней, связанную с достижением определенной плотности населения, способствующей распространению заразы.

Воздействие этих трех категорий факторов гибели на численность вида приводит к тому, что она не остается постоянной, но колеблется и часто в весьма значительных пределах.

До недавнего времени на эти колебания не обращали достаточ-

но внимания, и только за последние годы их стали усиленно изучать. В настоящее время накоплен уже значительный материал, и можно сказать, что массовая гибель констатирована для очень многих видов. Для наиболее плодovitых и в то же время экономически важных форм удается установить известную периодичность массовых размножений и гибели, но относительно механизма этого явления остается много неясностей. Обычно авторы обращают внимание на какую-нибудь одну сторону явления, между тем необходимо учесть влияние всех трех указанных категорий и рассмотреть их значение, не упуская из виду размножения животных в геометрической прогрессии. Геометрическая прогрессия размножения имеет настолько большое значение, что не принимать ее во внимание, значит совсем лишиться себя возможности дать правильную картину явления.

Периодические депрессии снижают численность вида до некоторого минимума. После депрессии вид начинает размножаться со скоростью, зависящей от его плодovitости и свойственных ему коэффициентов смертности взрослых и молодежи. Исследование установило, что эти коэффициенты для каждого вида очень устойчивы и, в пределах свойственной ему стации, ниже, чем естественный прирост, что указывает на постоянство причин гибели. Поэтому вид размножается до тех пор, пока не будет разрежен той или иной очередной депрессией. В моей работе о периодических падежах диких животных (С. А. Северцов, 1934) приведен ряд примеров, показывающих, что каждый вид животных имеет свой период благополучного существования между двумя депрессиями. Одни и те же климатические факторы действуют на разные виды неодинаково, так как они обладают разными приспособлениями и по-разному относятся к среде. Явление, губительное для одного вида, оказывается несущественным для других. Так, буран в степи может вредить копытным или зайцам, но не имеет значения для сусликов и других грызунов, залегающих в зимнюю спячку. Но для тех же сусликов или мышей будут губительны дожди, заливающие норы, или засуха, мало отражающаяся на копытных или птицах.

Существенным моментом для переживания таких климатических депрессий является численность вида. Чем она больше, тем большее число особей, по теории вероятности, переживет депрессию и будет размножаться.

Поэтому плодovitость должна не только покрывать индивидуальную убыль, но и увеличивать численность вида для перенесения депрессии. Это является приспособлением к повторяющимся неизбежно случаям массовой гибели от стихийных причин.

Совсем другой характер имеет массовая гибель от заразных болезней. Огромный материал, собранный за последние годы экологами, показывает, что эпидемии, как нормально повторяющееся

явление, поражают все виды животных. Они чаще у плодовых грызунов, реже у медленно размножающихся копытных и еще более редки у хищников, которые обычно не образуют больших скоплений, способствующих распространению заразы. Во взглядах на эпизоотии и их причины существует много неясностей, вытекающих из неправильной оценки отдельных моментов, слагающих это явление. Часто эпидемию связывают с количеством летних осадков и другими климатическими факторами. Эти факторы, конечно, очень важны, но их значение не основное. Основным приходится признать плотность населения вида. Именно она определяет возможность распространения паразитов — возбудителей эпизоотии. Мы не должны забывать, что большинство болезней специфичны, поражают определенные виды и не распространяются на другие, которые страдают от своих болезней. Одни возбудители болезней имеют промежуточных хозяев, другие передаются непосредственно, но для того, чтобы зараза распространилась, необходима достаточная плотность населения. Возьмем в качестве примеров заражение зайцев печеночной двуусткой и распространение чумы у сусликов. Зародыши паразита, попадая в воду, поселяются в малом прудовике. Пройдя в нем определенные стадии развития, они выходят на траву и вместе с ней поедаются зайцами. При смене хозяев огромная масса зародышей погибает. Только часть находит окончательного или промежуточного хозяина, и эта часть тем больше, чем больше зайцев и прудовиков:

В сухой год луж мало, водоемы пересыхают и количество прудовиков уменьшается, в дождливое лето — увеличивается, а поэтому засуха может задержать, а влажное лето ускорить развитие эпидемии, но основным моментом будет количество зайцев, рассеивающих зародыши заразы. Суслики заболевают чумой, заражаясь частью непосредственно, частью через блох, зимующих в норках погибших сусликов. Восприимчивость суслика зависит от возраста, упитанности и других причин. Суслики, впадающие в спячку, заражаются слабее, подвижные сильнее. Вспышка чумы приурочивается к сроку, когда молодые суслики покидают родительские норы и частично поселяются в старых норах, где сохранились чумные блохи.

Прямыми наблюдениями установлено, что когда плотность населения после вымаривания сусликов противочумными отрядами или после эпизоотии бывает 1—2 норки на гектар, чума в этих местах не развивается. Она может появиться, когда плотность достигает не менее 6—10 норок на гектар (Калабухов). Но массовая эпидемия случается, когда суслики размножаются до большей плотности. Этой плотности они могут достичь при их видовой плодовитости и коэффициентах смертности лишь в определенное число лет. Этот срок и определяет ритм флуктуации. Носители заразы имеются всегда,

но она не распространяется, пока низка плотность населения. Часто носителями или распространителями заразы являются другие виды, например сурки.

При повышенной плотности населения сусликов они сталкиваются с сурками, заражаются и распространяют заразу.

Мы, следовательно, имеем две более или менее постоянных величины для каждого вида — минимальную плотность населения, когда эпизоотия кончается за прекращением контакта между больными и здоровыми животными, и эпизоотийную плотность, при которой она начинается. Это два предела. Стихийная гибель от климатических факторов может задержать эпидемию, в благоприятные для паразитов годы она может начаться раньше, но основной ритм зависит от скорости размножения, которая определяется плодовитостью вида и его индивидуальной смертностью. Отсюда ясно, что флуктуации численности населения, их ритм и высота волны — явления закономерные.

Плотность населения не остается постоянной, но меняется волнообразно; для плодовитых видов (насекомоядные, грызуны) это явление более заметно, и его часто называют «волной жизни», но такие же волны, только более длинные и пологие, имеют место и для малоплодовитых видов.

Флуктуации растительноядных распространяются и на хищников. Заразные болезни у них бывают реже, чем у растительноядных, и их численность определяется в первую очередь количеством пищи, свойственной данному виду.

Произведенное нами определение коэффициента смертности показывает, что хищники, которых никто не преследует, обладают не менее значительной естественной смертностью, чем звери, которых они уничтожают. Так, у косули я нашел смертность взрослых порядка 30% в год, и та же смертность оказалась у волков, которые питаются косулей.

Смертность приплода до возраста половой зрелости у волка достигает 80—85%, у косули всего 40—50%. Повышенная смертность плотоядных по сравнению с растительноядными связана именно с хищным образом жизни, напряжением, которое требуется, чтобы ловить быстро бегающую добычу.

При этом напряжении даже малое несмертельное повреждение вызывает голодовку, которая является непосредственной причиной гибели. Смертность молодняка, не достигшего силы взрослых особей вида, всегда больше, чем взрослых, и всякие неблагоприятные явления отражаются на нем сильнее. Поэтому плотность населения добычи регулирует прирост стада хищника в каждый момент существования вида. Численность хищника обуславливается плотностью населения жертвы.

Когда растительные погибнут от заразных болезней или неурожая кормов, эта гибель немедленно отражается на хищниках, повышая их убыль. Флуктуация хищников следует за флуктуацией жертвы, и тот факт, что у некоторых видов хищных ритм флуктуации реже, объясняется специальными приспособлениями этих видов. Например, хищники, питающиеся грызунами, переходят на питание другими видами, имеющимися в данный год в достаточном количестве, что отмечено для соболя.

Многие хищные птицы, в случае нехватки корма, способны к дальним перекочевкам.

Относительно сарычей замечено, что они гнездятся в районе, где мышей много, а после мышиного мора перекочевывают в другой, иногда отделенный от первого сотнями километров (Формозов, 1935).

Массовая гибель — явление сложное и еще мало изученное даже для наземной фауны. Для рыб констатировать ее еще труднее, однако известны случаи массовой гибели рыб от грибковых заболеваний и от стихийных причин. Например, когда необычно сильные ветры нагоняют холодную воду, то наблюдается массовая гибель теплолюбивых форм. Таким образом, и для наземных и для водных позвоночных остаются в силе три основных вида гибели в борьбе за существование: гибель индивидуальная, массовая гибель от стихийных причин и массовая гибель от эпизоотий, связанная с плотностью населения. Естественно, для разных форм на первый план выступают разные моменты. Эпизоотии описывались главным образом для грызунов, гибель от голода — для хищников, которым грызуны служат пищей. Гибель от стихийных причин известна для очень разнообразных видов. Меньше всего обращалось внимания на индивидуальную смертность, хотя в количественном отношении она очень значительна, и почти ни один автор, анализируя динамику стада, не принимал во внимание геометрическую прогрессию размножения, на фоне которой разыгрываются все явления динамики стада.

Мы должны подчеркнуть противоречивость действия основных факторов гибели на численность вида.

Снижение индивидуальной смертности, очевидно, ускоряет темп нарастания стада и тем самым усиливает гибель от заразных болезней. Снижение плодовитости или повышение индивидуальной смертности снижает частоту эпидемий, но ослабляет сопротивляемость вида стихийным депрессиям. Эта противоречивость ограничивает стадию вида тем резче, что индивидуальная гибель в сильнейшей мере зависит от условий местности. Для лесной формы выход в открытые пространства связан со значительным усилением гибели от хищников, в чем и сказывается ее неприспособленность. В то же время для лесного хищника ловить добычу в степи зна-

чительно труднее. Он будет голодать, его смертность повысится, и он не сможет там удержаться.

Каждая форма имеет определенный, уже достаточно высокий коэффициент смертности в своей стадии, и этот коэффициент в единицу времени может служить мерилom адаптированности вида. В нормальные годы естественный прирост выше гибели, и численность вида растет, пока не наступит эпидемия или он не будет разрежен климатической депрессией, после которой опять начинается размножение. Плодовитость и смертность создают свойственный каждому виду ритм колебаний численности населения. Современный ритм сложился в течение исторического процесса эволюции. Снижение смертности означает более длительную жизнь поколения, и, очевидно, оно может быть достигнуто только в результате морфофизиологического прогресса. Здесь могут быть два случая. Прогресс, понижая смертность, увеличивает плотность населения и конкуренцию. Конкуренция же стимулирует переход на выкармливаемую пищу и выход животных за границу стадии, расселение вида, которое продолжается, пока вид не достигает предела, где смертность будет превышать рождаемость.

В новой стадии, естественно, изменяется направление отбора, начинается дивергенция и образование новых форм. Если же вид по тем или иным причинам не может выйти за пределы своей стадии, то путем довольно сложных процессов, на которых мы не можем здесь останавливаться, происходит уменьшение плодовитости соответственно снижению смертности взрослых.

В результате, прогрессирующий вид будет представлен более устойчивым, менее флуктуирующим и долговечным населением. Так в кратких чертах рисуется биологический прогресс на основании изучения динамики населения.

Продолжительность жизни изменяется обратно пропорционально логарифму показателя видовой плодовитости. Этот закон, полученный в результате разработки теории эволюции, позволяет, зная плодовитость вида, определить долговечность и по ней вычислить видовую смертность в борьбе за существование, что имеет непосредственное приложение к практике.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Практические проблемы и эволюционная морфология

Мы попытались рассмотреть основные черты современной генетики, механики развития, морфологии и экологии и выяснить тот комплекс идей, с которыми оперируют эти дисциплины.

Для достаточно полного освещения эта тема требовала бы целого исследования по истории науки. В краткой статье, естественно,

этого сделать нельзя, поэтому нам может быть сделан упрек в одностороннем освещении и указаны авторы, которые стоят на иных позициях, чем те, на которых мы ссылались. Тем не менее мне кажется, что основные черты отмечены правильно. Отдельные дисциплины замкнулись в своих частных, хотя и очень существенных задачах, утратили перспективу и оторвались от поставленных Дарвином проблем: проблемы материала для эволюционных изменений форм, проблемы отношений организма и среды и проблемы филогенеза.

Это обстоятельство сказалось особенно резко, когда усилились практические требования к выполнению задачи изменения форм или видового состава животных на пользу человека. Чтобы это было ясно в кратких чертах, рассмотрим некоторые практические проблемы, которые ближе всего касаются морфологов и экологов.

Химическая и пищевая промышленность, медицина, сельское и лесное хозяйство, животноводство, наконец отыскивание полезных ископаемых, связанное с определением слоев земной коры, все они требуют биологических исследований, постановка которых в значительной степени определяется той или иной концепцией эволюционного процесса.

Животные стоят к человеку в довольно различных отношениях. Домашние находятся под его полным воздействием, и некоторые не могут существовать без его заботы; большинство рыб, промысловых зверей и птиц используется в природном состоянии, и труд затрачивается только на их добычу. Третья группа обнимает враждебных человеку животных. Сюда относятся некоторые хищники и грызуны, вредители сельскохозяйственных культур и распространители болезней вроде чумы.

Отношение человека к диким видам меняется в связи с преобладающим в данном районе типом хозяйства. Лисица в центральных районах преследуется как истребитель дичи и домашней птицы, но на юге, питаясь вредными грызунами, она полезна. Грызуны на юге вредят посевам, а на севере составляют кормовую базу ценного пушного зверя — песца. Нет нужды доказывать значение в народном хозяйстве животноводства, но, может быть, нелишне привести несколько примеров хозяйственного значения дикой фауны.

Одной пушнины заготавливается в СССР на 160—180 млн. рублей в год. Убытки от волков достигают 32 млн. рублей в год. Убыток от крыс для СССР исчисляется в 234 млн. рублей в год. В 1922 г. в Сибири уничтожено грызунами более миллиона гектаров посевов.

Таким образом, оказывается, что как положительное, так и отрицательное значение дикой фауны позвоночных очень велико. Для диких и для домашних животных практика ставит проблему качественного и количественного изменения форм.

Естественно, что воздействие на домашние формы может быть

более значительным и глубоким. Здесь на первый план выступает проблема формообразования, тогда как для диких видов выдвигаются проблемы борьбы за существование, прогнозов урожая и динамики населения, так как без них нельзя установить норму добычи и добиться максимального товарного выхода без нарушения основного запаса.

Стойловое скотоводство или клеточное звероводство, через интенсивные охотничьи хозяйства, переходят в простое добывание зверей ловушкой или ружьем, так же как промышленное разведение рыб в прудах и рыбный промысел в открытых водоемах.

Промысел, как таковой, является очень мощным методом воздействия, но он часто отступает на второй план перед значением тех изменений, которые вносит человек в условия существования животных, вырубая леса, осушая болота и заменяя дикую растительность культурной.

Мы приведем несколько примеров качественного изменения диких зверей под воздействием промысла и условий питания. В Германии олень является наиболее ценным объектом спортивной охоты. Погоня за крупными рогами, как трофеем, привела к концу прошлого века к тому, что олени с действительно большими рогами исчезли в угодьях. То же случилось и с лосями в Восточной Пруссии. Когда это было осознано, то в хозяйствах стали оставлять лучших рогачей на племя, отстреливая оленей, бедных рогом, и в настоящее время опять размеры рогов увеличились. У оленей годовиков вырастают прямые рога, они сваливаются, и на следующий год вырастают рога с двумя отростками, на третий год появляются рога с трех концов. с каждым новым годом число отростков увеличивается. Когда в Роминтенском охотничьем хозяйстве была введена интенсивная зимняя подкормка оленей, это привело к изменению последовательности стадий развития рогов.

Вторая стадия — двухконечный рог у двухлеток — выпала и заменилась третьей. Мы имеем ускорение развития. Наконец, к диким формам применимо скрещивание. И в Германии и в наших условиях с успехом примешивали к европейской косуле более крупную азиатскую форму, чтобы увеличить рост зверей.

Очень любопытны американские методы интенсивного песцового хозяйства на островах Прибылова, нашедшие применение и в СССР.

Отлов зверя производится здесь путем ловушек особого устройства, которые обычно используются для подкормки зверя зимой. Песцы привыкают посещать ловушку безбоязненно. Когда мех достигает высшего качества, песцов вылавливают, нужное количество забивают, а лучших производителей выпускают на волю, обязательно уничтожая всех дефектных зверей. У песцов имеет место большая смертность молодняка от заражения глистами в норный период жизни. На мелких островах у берегов Аляски эту смертность снижают тем, что отлав-

ливают молодых из нор, выдерживают около месяца в клетках и изгоняют глистов, а затем выпускают на свободу.

Эти меры значительно повышают товарный выход и улучшают качество стада, благодаря отбору лучших производителей.

При использовании диких видов морфологические исследования имеют очень большое значение. Непосредственное применение на практике имеют такие чисто морфологические работы, как строение половых желез, гистология кожи, описание стадий развития рыб и т. д.

Сравнительное исследование волосяного покрова *Mustelidae*, сделанное проф. Матвеевым, вызвало большой интерес у практиков. Не останавливаясь на этих вопросах, мы перейдем к тем чисто экологическим проблемам, которые возникают, когда практик желает должным образом оценить влияние промысла на стадо, определить запасы вида и его продуктивность.

Разрешение всех этих вопросов основано на анализе возрастного состава стада, так как наличие или малочисленность старших возрастных групп свидетельствует о степени интенсивности эксплуатации. В ихтиологии анализ возрастного состава уже давно сделался основным методом работы. Для млекопитающих определение возраста связано с техническими затруднениями, благодаря недостаточной изученности вопроса; только в последние годы начали появляться соответствующие работы.

Парамонов, Наумов, Дорофеев, Клумов и некоторые другие используют общие размеры, изменения костей черепа, их конфигурацию, степень срастания швов, смену зубов и степень их стирания, стадии развития рогов, смену окраски и тому подобные признаки.

Получить удобный и надежный метод определения возрастных групп можно только на базе углубленного морфологического изучения индивидуального развития. Таким образом, морфология оказывается совершенно необходимой для изучения борьбы за существование и решения чисто прикладных вопросов промысла.

В начале статьи я выдвинул положение, что проблема овладения дикими и домашними животными на пользу человека должна основываться на базе эволюционной теории, которая может быть построена только при синтезе биологических дисциплин. Пытаясь объединить экологическое и филогенетическое направления, я начал изучать законы, управляющие динамикой населения, как результат борьбы за существование у видов, приобретших свое современное строение в процессе эволюции. Этот подход дал возможность сделать ряд обобщений, которые иным путем получены быть не могли. Мне удалось установить математический закон эволюционного изменения плодовитости и смертности в борьбе за существование. Коэффициенты прироста стада и естественной гибели, знание которых так суще-

ственно необходимо для практической экологии, перестают быть явлениями случайными. Они подчиняются определенному эволюционному закону.

Место каждого вида в построенных мною корреляционных рядах определяют: скорость нарастания его стада, ритм флуктуаций, длину и высоту волны размножения, интенсивность эпидемий, коэффициенты смертности приплода и взрослых, т. е. моменты, которые так важны для рациональной эксплуатации полезных видов животных и борьбы с вредителями.

Знание этих моментов позволяет подойти строго научно к вопросам роста или убыли стада и нормирования добычи.

Как всякое обобщение, этот закон позволяет определить ряд трудных для прямого наблюдения фактов, путем вычисления их на основании данных, которые получить часто гораздо легче. Например, зная долговечность и плодовитость мало изученного вида, возможно определить все другие константы. Это представляет большое практическое значение. Я не хочу сказать, что уже в данный момент мы можем в полной мере пользоваться законом эволюционного изменения долговечности и плодовитости на практике. Для этого необходимо максимально возможное уточнение исходных данных, хотя бы для нескольких видов. Но это уточнение — вопрос недалекого будущего и зависит от выполнения некоторых исследований, которые не представляют особых трудностей, когда уже установлен основной закон.

Дикие виды сложились под воздействием борьбы за существование и естественного отбора; домашние породы образовались в результате воздействия человека, но физиологические отношения остаются в силе как для тех, так и для других. Пользуясь методами прямого воздействия на организм в пределах свойственной ему, сложившейся в процессе формообразования нормы реакции, человек добивается значительных результатов.

Так называемые культурные породы домашнего скота проявляют свои ценные качества только в определенных условиях воспитания и ухода. В примитивном хозяйстве, где этого ухода нет, порода, выработавшаяся именно в этих условиях, может оказаться более ценной, чем даже культурная.

Отсюда возникает ряд морфологических проблем. Мы должны установить, какие черты строения зависят от содержания, какие вызваны подбором. Необходимо знать происхождение пород, их филогенез и филогенез породивших эти породы диких видов.

Филогенетический метод, конечно, знаком зоотехникам, и любое крупное руководство начинается главой о происхождении пород домашнего скота, но используется он еще очень мало.

В процессе адаптивной радиации дикие формы давали потомков,

расселявшихся в разные стадии, с разными климатическими условиями и составом корма, в которых приобретали соответствующие приспособления.

Предки домашнего рогатого скота образовались в условиях влажного климата. Жидкие испражнения, большое влажное «зеркало» на морде являются приспособлением к большой влагоотдаче, необходимой при обильном поступлении воды в организм. Между тем от них произошли породы, выносящие очень сухой климат Средней Азии. Очевидно, это стало возможным оттого, что организм компенсировал неадаптированность предка к этим условиям какими-то иными приспособлениями. Олени более сухлюбивая группа, у них нет влажного зеркала на морде и кал сухой, но некоторые из них, как водяной олень в Китае, тесно связаны с водой. Вскрытие кустов радиации предков домашних животных, вскрытие генезиса домашних пород необходимо для зоотехники и требует не только морфологического, но и экологического анализа группы в целом.

Весьма возможно, что получающее все большее признание дальнейшее скрещивание основывается именно на том, что адаптации к прежним стадиям, скрытые последующей эволюцией, выступают при этом в новой комбинации и могут быть использованы на создание новых пород.

К сожалению, в настоящее время еще очень мало изучены филогенезы близких форм и их адаптации к климатическим факторам и среде. Работа в этом направлении должна быть усилена. По всей вероятности, метод климограмм для характеристики отношения формы к климатическим факторам, давший интересные результаты в Америке и у нас, приведет к ценным выводам в связи с филогенетическим исследованием.

Каждый признак, как мы указывали в предыдущей главе, появляется в тот или иной момент онтогенеза. Он может непосредственно определяться геном или быть связанным с ним лишь коррелятивно; в этом случае возможность его осуществления зависит от времени закладки. Наконец, как показали работы проф. Машковцева, роль внешних и внутренних факторов в образовании признака не одинакова у разных форм и определяется ходом их эволюции. В работах проф. Боголюбского мы находим, что и у домашних животных осуществление признака зависит от хода эмбрионального развития и определяется корреляцией.

Проф. Матвеев также указывает на значение для животноводства морфологического анализа корреляций, вопроса, который занимает такое видное место в работах школы А. Н. Северцова. Весьма вероятно, что можно будет установить коррелятивную зависимость между тем или иным признаком взрослого животного, например его молочностью или развитием мясных качеств и строением молодой особи.

Тогда было бы возможно ускорить выведение поздно спеющих пород, определяя уже у годовиков признаки, которые проявятся только у взрослой особи.

Использование данных теоретического исследования практиками-животноводцами значительно расширит способы воздействия на формообразовательный процесс. Еще и еще раз следует подчеркнуть, что без детального знания морфологии и хода индивидуального развития невозможно овладеть формообразованием. Работы в этом направлении должны способствовать и различению фенотипических признаков, вызванных прямым воздействием среды, от генотипических. Наконец, огромный теоретический и практический интерес представляет проблема изменения животных под влиянием domestikации.

Мы видим, что эволюционно-морфологические закономерности, найденные за последние годы, открывают перед нами новые пути к разрешению чисто практических проблем народного хозяйства в области овладения дикой фауной страны и развития животноводства.

ЛИТЕРАТУРА

- Abel O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart, 1912.
 Адамец, Общая зоология, 1931.
 Bateson W., Heredity Annual Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution, Washington, 1915. Scientific Papers, Cambridge, 1928.
 Böker H., Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, Jena, 1935.
 De Beer G. E., An Introduction to Experimental Embryology, Oxford, 1926.
 Берг Л. С., Гомогенез, 1922.
 Боголюбский С. Н., Природа, 1934, № 2; Изв. Академии Наук, 1936, т. 2, Серия биологическая.
 Боголюбский С. Н., Проблемы эволюционной морфологии домашних животных, Изв. Академии Наук, Серия биологическая, № 2—3, 1936.
 Буковский В., К критике основных проблем и понятий биоценологии, Вопросы экологии и биоценологии, ОГИЗ, 1935.
 Chapman R. N., The Quantitative Analysis of Environmental Factors, Ecology, vol. IX, 1928.
 Chapman R. N., Animal Ecology with a Special Reference to Insects, New York and London, 1931.
 Саре E. D., The Origin of the Fittest, New York, 1887. The Primary Factors of Organic Evolution, Chicago, 1936.
 Де-Фриз, Мутации и мутационные периоды в связи с происхождением видов, Сб. Успехи биологии, в. I, Одесса, 1912.
 Дорофеев и Климов, К вопросу об определении возраста белуги и состава стада, Труды Всесоюзного научно-исследовательского ин-та рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), т. III, 1935.
 Drisch H., Philosophie des Organischen. 2. Bände, Leipzig, 1909.
 Drisch H., Analytische Theorie der Organismenentwicklung, Leipzig, 1894.
 Eimer T. L., Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen des organischen Wachstums, Jena, 1888.

- Eimer T. L., Ontogenesis der Schmetterlinge — ein Beweis bestimmtgerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung, Leipzig, 1897.
- Elton, Periodic fluctuation of numbers of animals. Brit. govern. of exper. Biol., vol. II, 1924.
- Elton, Animal Ecology and Evolution, Oxford, 1930.
- Elton, Animal Ecology, London, 1927.
- Энгельс Фр., Анти-Дюринг, 1930.
- Fenton C., Factors of Evolution in fossil series. American Naturalist, vol. LXIX, No. 721.
- Филипченко, Экспериментальная зоология, Биомедгиз, 1932.
- Филипченко, Эволюционная идея в биологии, /
- Филипченко, Изменчивость и методы ее изучения, 1929.
- Fischer R. A., The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford, 1930.
- Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, Москва, 1935.
- Franz V., Die Vervollkommnung in der lebenden Natur., Jena, G. Fischer, 1920
- Geschichte der Organismen, 1924.
- Friderichs R., Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Berlin, 1930.
- Galton F., Natural Inheritance, London, 1889.
- Гаузе Г. Ф., Закономерности массового размножения вредных насекомых (обзор литературы), Зоологический журнал, т. XIV, в. 3, 1935.
- Gause, The Struggle for Existence, Baltimore, 1934.
- Gegenbaur C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 2. Bände, Leipzig, 1898, 1901.
- Goldschmidt R., Ceographische Variation und Artbildung, Naturwiss., H. 11, 1935.
- Gregory W. R., The Orders of Mammals, Bull. Amer. Mus. Nat. History vol. XXVII, 1910.
- Haeckel E., Generelle Morphologie der Organismen, 2. Bände, Berlin, 1886.
- Haeckel E., Die Gastraetheorie, Jena, Zeit., 8, 1874.
- Bolk L., Lubosch W., Kallius E., Göppert E., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, 2, 6, 1934.
- Dr. Hesse R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena, 1924.
- Ihle J., Nelrstrasz H. F., Van Hampen P. N., Verschluss g. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Berlin, 1927.
- Холден Дж. Б. С., Факторы эволюции. Перевод под редакцией Васина Москва, 1935.
- Johansen, Elemente der exacten Erblichkeitslehre, Jena, 2. Aufl., 1913.
- Житков Б. М., Акклиматизация животных, Биомедгиз, 1934.
- Завадовский М., Динамика развития организмов, ГИЗ, 1931.
- Завадовский М., Внешние и внутренние факторы развития, 1928, ст. 211.
- Кашкаров Д. Н., Среда и сообщество, Г. Мед. изд., 1933.
- Ламарк, Философия зоологии. Перевод под редакцией Карпова, 1911.
- Lotka A. J., Théorie analytique des associations biologiques, 1 P., Principes Ac. scient. industr., 187, 1934.
- Lotka A. J., Elements of Physical Biology, Baltimore, 1925.
- Lotsy, Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit, Zeit und Abst. Ver., 8, 1812.
- Лысенко и Презент И. И., Селекция и теория стадийного развития растений, Сельхозгиз, 1935.

- Матвеев Б. Ст., Современные задачи эволюционной морфологии, Известия Академии Наук, 1936.
- Матвеев Б. Ст., Эволюция кожных покровов путем эмбриональных изменений.
- Морган Г., Теория гена, 1927.
- Морган Г., Теория эволюции в современном освещении, 1926.
- Möbius R., Die Auster und die Austerwirtschaft, 1877.
- Nägeli C., Über den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche, Sitzber. Beil. Acad. Wiss., 1865.
- Nägeli C., Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München, 1865.
- Nägeli C., Mechanischphysiologische Theorie der Abstammungslehre, München, 1884.
- Наумов Н. П., Об интенсивности размножения и смертности серой полевой *Microtis arvalis*, Бюлл. НИИЗ МГУ, № 3, 1936.
- Наумов Н. П., а) Периодичность в колебаниях численности белки. б) Биология размножения обыкновенной белки. Сборн. Экология белки, Москва, КОИЗ, 1934.
- Некрасов А., Борьба за дарвинизм, Дарвиновская библиотека, Госиздат 1926.
- Nilsson H., The Problem of the Origin of Species Line Darwin Hereditas, Bd. XX, H. 1—2, 1935.
- Osborn H. F., The Age of Mammals in Europe, Asia and North America, 1910.
- Plate L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, 2. Bände, Jena, 1922.
- Plate L., Ein moderner Gegner der Abstammungslehre. Arch. für Ros. und Gesellschaftsbiologie, Bd. 29, H. 3.
- Презент И., Предисловие к книге Филиппченко «Экспериментальная зоология», Г. мед. изд., 1932.
- Презент И., Теория Дарвина в свете диалектического материализма.
- Radl, Geschichte der biologischen Theorien, Leipzig, 1905, 1909.
- Roux, Einleitung zum Archiv für Entwicklungsmechanik. Arch. für Entw M-k, 1894.
- Шелл, Общая биология, часть 1 и 2-я, Медгиз, 1933.
- Shelford V. E., Laboratory and Field Ecology, 1929.
- Shelford V. E., Principles and Problems of Ecology as Illustrated by Animals. The Journ. of Ecology, vol. III, No. 1, 1915.
- Stensio E. A., Devonian Vertebrates of Spitzbergen. Det Norske Videnskaps. Akademie Oslo. Oslo, 1927.
- Stensio E. A., Triassic Fishes from Spitzbergen. Kunigl. Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingen Tredje Serien, Bd. 1, 2, No. 1.
- Sewertzoff A. N., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena, 1931.
- Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса.
- Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Госиздат РСФСР, Берлин, 1921.
- Северцов С. А., К познанию экологии размножения Tetraonidae, Зоологический журнал, т. XIV, в. 2, 1935.
- Северцов С. А., О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих, Изв. Ак. Наук СССР, 1930.
- Sewertzoff S. A., Vom Massenwechsel bei den Wildtieren. Biologische Zentralblatt, Bd. 54, H. 7/8, 1934.
- Тимирязев К. А., Исторический метод в биологии, Москва, 1922.
- Тимирязев К. А., Чарльз Дарвин и его учение, Москва, 1908.

- Timofeeff-Ressowsky N. W., Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris* F. Arch. Naturgeschichte, Bd. 4, H. 2, 1935.
- Токин Б., Против механистического материализма в биологии, Хрестоматия по эволюционному учению под редакцией проф. Прозент.
- Васнецов В. В., Филогенетические исследования костистых рыб. См. стр. 999 настоящего выпуска.
- Владимирский А. П., Передаются ли по наследству приобретенные признаки, Госиздат, 1927.
- De Vries H., Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation, Berlin, 1906.
- Volterra M. V. et Umberto d'Ancona, Les associations biologiques au point de vue mathématique, Paris, 1935.
- Wallas A. R., Contributions to the Theory of Natural Selection, London, 1870
- Wallas A. R., Darwinism, London, 1889.
- Weismann A., Vorträge über Deszendenztheorie, 2. Bände, 2. Auflage, Jena, 1912.
- Weismann A., Über die Vererbung, Jena, 1883.
- Weismann A., Das Keimplasma eine Theorie der Vererbung, Jena, 1892.
- Weismann A., Die Allmacht der Naturzucht eine Erwiderung an H. Spenser, Jena, 1893.
- Dr. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 6. Auflage, Jena, 1906.

S. A. SEWERTZOFF. DIE EVOLUTIONSLEHRE UND EINIGE PROBLEME DER VOLKSWIRTSCHAFT

ZUSAMMENFASSUNG

Die Theorie der Beherrschung und Umbildung der Formen und der sich aus ihnen zusammensetzenden Lebensgemeinschaften ist nur auf Grund der Evolutionslehre möglich. Sowohl die Formen als auch die Lebensgemeinschaften sind das Produkt eines historischen Prozesses, wir müssen die treibenden Kräfte der Evolution kennen, um sie zum Nutzen des Menschen lenken zu können.

Darwin hatte in seiner Theorie folgende Probleme aufgestellt: die Probleme der Veränderlichkeit und Vererbung der Merkmale, der Beziehungen zwischen Organismus und Umgebung, und das Problem der Phylogenese. In seiner Theorie gab er eine Synthese des biologischen Wissens seiner Zeit. Nach Darwin setzte die Anhäufung neuer Tatsachen ein, die zur Spezialisierung und zu Isolierung der biologischen Disziplinen führte.

Indem sich alle Disziplinen, die einmal von den studierenden Evolutionsproblemen ausgegangen waren, in sich selbst eingekapselt hatten, vergassen sie dieselben. Immer mehr und mehr verbreitete sich die Ansicht, dass man heutzutage Tatsachen zu sammeln habe, während die Beschäftigung mit Evolutionsproblemen ein blosser Zeitverlust auf die Schaffung nichtfundierter Hypothesen sei. Wir erlebten, dass in der Genetik — einer aus dem Darwinismus entstandenen Disziplin — Stimmen laut wurden, die die Tatsache der Evolution selbst leugneten. Das schroffe Abgehen von der Evolution ist gekenn-

zeichnet worden auch durch den zweiten Zweig der Experimentalzoologie — die Entwicklungsmechanik. Wenn Driesch und andere Vitalisten von idealistischen Vorstellungen aus Einwände gegen den Darwinismus erhoben, so herrscht unter den heutigen Entwicklungsmechanikern bezüglich der Evolutionsprobleme Agnostizismus.

Die Verbindung mit der Evolutionslehre hielten die Paläontologen und Morphologen aufrecht. Aber auch hier finden wir einen Übergang vom Darwinismus zum Lamarckismus, zur Autogenese, Orthogenese und anderen Theorien, die nur auf Grund einer Unterschätzung der Rolle des Kampfes ums Dasein möglich sind.

Aus der morphobiologischer Theorie von A. N. Sewertzoff folgt, dass der Organismus sich nicht nur unter dem Einfluss der Umgebung, die die Richtung des Evolutionsprozesses bestimmt, transformiert, sondern auch selbst sein Verhältnis zur Umgebung durch neue Anpassungen ändert. Als Folge der Erwerbung neuer adaptiver Eigenschaften werden die Form des Kampfes ums Dasein und seine Intensität sich ändern.

Weiterhin gestattete die Anwendung der vergleichenden Methode auf biologische Probleme ein quantitatives Gesetz über die Änderung der Sterblichkeit und Fruchtbarkeit der Arten als Ergebnis des morphophysiologischen Progresses zu finden. Dies zeigt, dass nicht nur die Ergebnisse einzelner Untersuchungen, die auf die Erforschung der Morphologie der Tiere gerichtet sind, sondern auch rein theoretische Konstruktionen über die Evolution, welche auf anderem Wege nicht erlangt werden können, unmittelbare praktische Verwendung haben. Diese Folgerungen konnte man erst dann erhalten, als das Bedürfnis nach einer Ausarbeitung praktischer Wirtschaftsprobleme die Voraussetzung für ökologische Untersuchungen schuf, welche Tatsachenmaterial für die Evolutionstheorie des Kampfes ums Dasein brachten.

Die Praxis und die Theorie zeigten die Notwendigkeit einer detaillierten Erforschung der Philogenese, insbesondere der Philogenese der kleinen taxonomischen Gruppen, und der Aufdeckung ihrer ökologischen Spezifität nicht nur für die wilden, sondern auch für die Haustierformen.

In den Arbeiten des Instituts für Evolutionsmorphologie und Paläozoologie, namens A. N. Sewertzoff, finden wir die Tendenz zur Synthese der historischen, ökologischen und der experimentellen Richtung in der Biologie. Letztere berührt die Entwicklungsmechanik und zum Teil — die Genetik.

Diese Disziplin muss von unserem Gesichtspunkte aus den Mechanismus der Mutationsbildungen und ihre Migrationsgesetze in der Geschlechterreihe unter Berücksichtigung der philogenetischen Herkunft und ökologischen Spezifität der Formen erforschen. Hierzu muss man die Bedingungen des Kampfes ums Dasein, bei welchen die natürliche Zuchtwahl vor sich geht, mit der gleichen Genauigkeit kennen, wie

die Methoden der praktischen Selektion bei den Haustieren und Pflanzen. Nur bei Beachtung der ökologischen Spezifität der Formen kann die Genetik eine Evolutionsdisziplin werden.

Weiter oben zitierten wir De Beer, welcher der Meinung ist, dass die beschreibende Embryologie zeigt, wie der Prozess in Wirklichkeit verläuft, während die experimentelle Biologie angibt, wie er bei veränderten Entwicklungsbedingungen sein könnte. Diese Bemerkung hat eine viel grössere Bedeutung.

Wir müssen sagen, dass nicht nur die Entwicklungsmechanik, sondern auch die Physiologie dazu verwendet werden müssen, um eine Methode zur Bildung neuer Formen zu erzielen. Diese Richtung gibt die Möglichkeit, den Sinn der Adaptation aufzudecken. Wir kehren zu der Stelle zurück, von der wir ausgingen: um den natürlichen Prozess zu beherrschen, müssen wir ihn erkennen — aber wir können ihn nur durch allmähliche Beherrschung desselben erkennen. Von der Richtigkeit der Grundpositionen der Sewertzoffschen Schule überzeugt uns der Umstand, dass ihre Arbeiten zu wichtigen praktischen Ergebnissen führen.

Памяти академика
А. Н. Северцова

855

Zum Gedächtnis des
Akad. A. N. Sewertzoff

859

Б. С. Матвеев. Современные задачи эволюционной морфологии . . .	863	B. S. Matveiev. Gegenwärtige Aufga- ben der Evolutionsmorphologie ..	891
С. А. Северцов. Морфологический прогресс и борьба за существо- вание	895	S. A. Sewertzoff. Morphologischer Pro- gress und Kampf ums Dasein . .	942
А. А. Машковцев. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрио- нального развития в онтогенезе и филогенезе	945	A. A. Maschkowzeff. Endogener und exogener Faktorenwechsel der embryonalen Entwicklung der On- togenese und Phylogenese	994
В. В. Васнецов. Пути филогенетиче- ских исследований костистых рыб	999	W. W. Wasnezow. Wege der phyloge- netischen Untersuchungen von Knochenfischen	1013
Д. М. Федотов. Морфологические закономерности эволюции в при- менении к беспозвоночным . . .	1015	D. M. Fedotov. Morphologische Ge- setzmässigkeiten der Evolution in Anwendung auf die Wirbellosen	1028
С. А. Северцов. Эволюционное уче- ние и некоторые проблемы на- родного хозяйства	1033	S. A. Sewertzoff. Die Evolutionslehre und einige Probleme der Volks- wirtschaft	1069

Технический редактор **Е. Шнобель**

Сдано в набор 13/ХП 1936 г.

Подписано к печати 10/Д 1937 г.

Уполном. Главлита Б-9502. АНИ 506. Формат 72×115. 13³/₄ п. л. Тираж 2.300 экз.

45 760 зн. в печ. л.

Зак. 1509.

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., 10.